

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY



30 JUIN 1994

June 1994



Volume 12, N° 2



**International Society for the Study
and Conservation of Amphibians**
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

BOARD FOR 1994

President: Raymond F. LAURENT (Tucumán, Argentina).
General Secretary: Alain DUBOIS (Paris, France).
Treasurer: Dominique PAYEN (Paris, France).
Deputy Secretaries: Rainer GÜNTHER (Berlin, Germany); W. Ronald HEYER (Washington, U.S.A.);
 Stephen J. RICHARDS (Townsville, Australia).
Deputy Treasurers: Janalee P. CALDWELL (Norman, U.S.A.); Annemarie OHLER (Paris, France).
Councillors: Marissa FABREZI (Salta, Argentina); Günter GOLLMANN (Wien, Austria); Roy W.
 McDIARMID (Washington, U.S.A.); Mark L. WYGODA (Lake Charles, U.S.A.).

TARIFFS FOR 1994

	Individuals	Institutions
Subscription to <i>Alytes</i> alone	250 FF / 50 \$	500 FF / 100 \$
Subscription to <i>Alytes</i> + ISSCA + <i>Circalytes</i>	270 FF / 54 \$	540 FF / 108 \$
Back issues of <i>Alytes</i> : single issue	60 FF / 12 \$	120 FF / 24 \$
Back issues of <i>Alytes</i> : one complete volume (4 issues)	200 FF / 40 \$	400 FF / 80 \$
Back issues of <i>Alytes</i> : complete set volumes I to II	1760 FF / 352 \$	3520 FF / 704 \$

Five-years (1994-1998) individual subscription to *Alytes*: 1000 FF / 200 \$.
 Five-years (1994-1998) individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes*: 1350 FF / 270 \$.
 Life individual subscription to *Alytes* from 1994 on: 5000 FF / 1000 \$.
 Life individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 1994 on: 6400 FF / 1280 \$.
 Patron individual subscription to *Alytes* from 1994 on: 10000 FF / 2000 \$ or more.
 Patron individual subscription to *Alytes* + ISSCA + *Circalytes* from 1994 on: 12800 FF / 2560 \$ or more.

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA. Back issues of this bulletin are also available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 50 \$.
 Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 \$.

MODES OF PAYMENT

- In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above).
- In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris.
- In U.S. Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Janalee P. CALDWELL, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, U.S.A.



3 3001 00111631 7

A new species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group (Leptodactylidae) from Peru, with comments on its call

Lily O. RODRÍGUEZ

Departamento de Herpetología, Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos,
Casilla 14-0434, Lima-14, Peru

A new species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group is described from Cocha Cashu, 350 m, Manu National Park, Southeastern Peru. This species is most similar to *E. gutturalis* and *E. conspicillatus* and possesses a very conspicuous call that can be heard only at dusk. A key to the species of *Eleutherodactylus* of Cocha Cashu is presented.

INTRODUCTION

Only seven species of frogs of the *conspicillatus* group (sensu LYNCH, 1986) of the genus *Eleutherodactylus* are known to occur in Amazonian forests below 1000 m: *Eleutherodactylus conspicillatus* (Günther, 1859), *E. fenestratus* (Steindachner, 1864), *E. lanthanites* Lynch, 1975, *E. malkini* Lynch, 1980, *E. peruvianus* (Melin, 1941), *E. vilarsi* (Melin, 1941) and *E. zeuctotylus* Lynch & Hoogmoed, 1977 (LYNCH, 1980). All of them except *E. zeuctotylus* have been reported from Peru.

During an ecological study of the anuran community of Cocha Cashu Biological Station, in Manu National Park, Southeastern Peru (fig. 1), 81 species of frogs were found to be sympatric (RODRÍGUEZ, 1992). Among thirteen species of *Eleutherodactylus*, four belong to the *conspicillatus* group: *E. fenestratus*, distributed in Brazil, the Bolivian Chaco and Southeastern Peru; *E. peruvianus*, ranging from upper Amazonian localities between Southern Peru and Southern Colombia, from 200 m to as high as 1910 m (LYNCH &



DUELLMAN, 1980); and two unnamed species. One of these species was first discovered by its very distinctive call, heard only at dusk in the forest of Cocha Cashu. This species is described below. The other unnamed species will be described elsewhere (FLORES & RODRÍGUEZ, in preparation). Eight remaining species of *Eleutherodactylus* in the area belong to the *unistrigatus* group (sensu LYNCH, 1986): *E. altamazonicus* Barbour & Dunn, 1921, *E. cf. carvalhoi* (Lutz, 1952), *E. diadematus* (Jiménez de la Espada, 1875), *E. mendax* Duellman, 1978, *E. ockendeni* (Boulenger, 1912), *E. ventrimarmoratus* (Boulenger, 1912), *E. toftae* Duellman, 1978 and an undetermined green frog. The thirteen species, known only from a juvenile, was tentatively reported before as a *Ceratophryinae* (RODRÍGUEZ & CADLE, 1990; RODRÍGUEZ, 1992) but is here recognized as *E. sulcatus* (Cope, 1874) (LYNCH, personal communication).

In this paper I describe a new species of frog of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group. I also present calls and some ecological notes contrasting the new species with syntopic species of the group in Cocha Cashu, Manu National Park.

MATERIALS AND METHODS

I examined specimens of the species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group occurring in Amazonian Peru. Measurements used in the description were taken as in LYNCH & DUELLMAN (1980), except for head length that was taken from the tip of snout to the angle of jaw, using dial calipers with a precision to the nearest tenth of millimeter.

Calls were recorded with a Panasonic tape recorder and analyzed on a Digital Sona-Graph 7800 Kay Elemetrics and 7900 printer and Uniscan Multigon Inc.

I monitored daily cycles of calling activity of the four species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group, by censusing advertisement calls through 219 audio strip transects. Censuses consisted in walking different trails in Cocha Cashu area, at 06.00, 12.00, 18.00 and 24.00 h, under rainy, sunny, cloudy or post rain weather conditions, during the onset (October) and in the middle (January to March) of the rainy season, between 1986 and 1989. I registered the number of calling males while walking trails at a speed of 1.5 km an hour; none of the censuses lasted more than 2 hours. A complete analysis of these data will be presented elsewhere. Specimens, ecological data and recordings were collected during 395 days of field work at Cocha Cashu, from September 1985 to November 1989.

Museum acronyms used are: KU, Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris; MUSM (= MHNJP), Museo de Historia Natural (Javier Prado) de la Universidad Mayor de San Marcos, Lima; USNM, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.

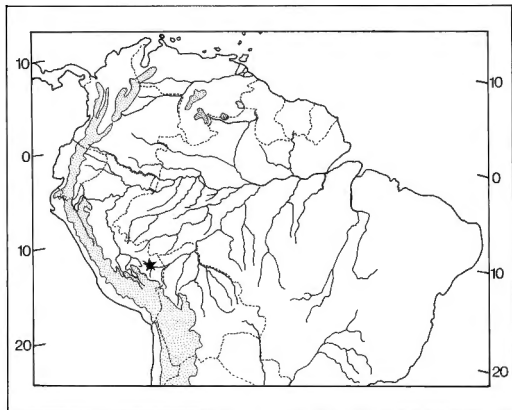


Fig. 1. — Map of South America showing location of Cocha Cashu (star), in the Manu National Park, Peru, type locality of *Eleutherodactylus buccinator* sp. nov. The area above 3000 m is stippled.

RESULTS

Eleutherodactylus buccinator sp. nov.

(fig. 2)

Holotype. — MUSM (=MHNJP) 3842, an adult male collected at Cocha Cashu Biological Station (11°55' S, 71°18' W), Manu National Park, Department of Madre de Dios, Peru, by Lily O. RODRÍGUEZ on October 29, 1985.

Paratopotypes. — Four adult males: MUSM 3845, collected on January 18, 1989; MNHN 1991.1302, on October 4, 1989; USNM 299779, on October 25, 1986; MNHN 1991.1301, on November 8, 1989. Three juveniles: MUSM 3847 and 3865, collected on January 13, 1987; MUSM 3846, on February 22, 1989.

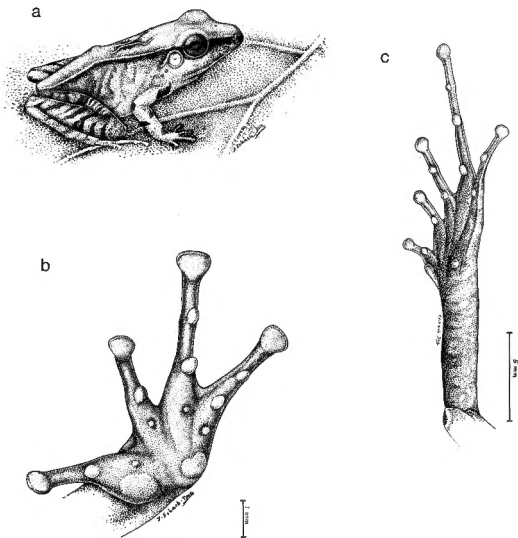


Fig. 2. — *Eleutherodactylus buccinator* sp. nov. (KU 220919, SVL = 35 mm, adult male). (a) lateral view; (b) left hand; (c) left foot.

Other paratypes. — KU 220919, collected at Cocha Juarez, left bank of Manu River, Zona Reservada del Manu, Madre de Dios, Peru, on April 23, 1988; MUSM 3844, collected on the uplands across Cocha Cashu, right bank of the Manu River, on February 25, 1989.

Etymology. — In Latin, *buccinator* is a noun meaning who plays the trumpet. The name is given to the new species in allusion to the similarity of its call to the sound produced by a honk. This name is placed in apposition to the generic name.

Diagnosis. — A moderate-sized frog (mean SVL of 6 males = 31.2 mm) of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group which can be defined as follows: first finger longer than second; skin of venter smooth; tympanum prominent, annulus not concealed; large nasal bones; vomerine odontophores prominent, triangular in shape. Within this group, *E. buccinator* is characterized by a combination of: very conspicuous dorsolateral folds and an X-shaped middorsal mark; narrow head (HW/SVL = 30 to 33.7%), subacuminate snout, no labial bars (dark face mask); no tubercles in forearms; no calcar on heels; small basal webbing and lateral fringes in toes; and pink-orange marks in groin and rear shanks in life.

It can be distinguished in the field from syntopic species of the *E. conspicillatus* group by the groin coloration and the presence of prominent dorsolateral folds, only weakly defined in *E. fenestratus*, *E. peruvianus* and *E. sp.* (FLORES & RODRÍGUEZ, in preparation). Furthermore, *E. peruvianus* has cream spots behind thighs and *E. fenestratus* and the unnamed species have labial bars (dark face mask in *E. buccinator*). Other syntopic *Eleutherodactylus* species belong to the *unistrigatus* group which can be characterized by its first finger shorter than second and areolate ventral skin. None of the species in that group has conspicuous dorsolateral marks as in *E. buccinator*, except *E. toftae* which has distinctive clear spots (yellow in life) bordered by black on groin. Only *E. sulcatus* does not belong to the *E. unistrigatus* group; it presents a large head with cranial ridges, dermal dorsal ridges and digits lacking expanded discs. An additional species, *E. cruralis*, of the *E. discoidalis* group, although not reported from Cocha Cashu, is known also from Southeastern Peru; it also has the first finger longer than second and a smooth ventral skin, but the absence of digital discs (sensu LYNCH & MYERS, 1983) differentiates *E. cruralis* from *E. buccinator* and all other species of the *E. conspicillatus* group.

Among Amazonian species of the *E. conspicillatus* group, *E. buccinator* resembles *E. gutturalis* in that both species share a pink coloration on groin and rear thigh. However, *E. buccinator* lacks labial bars (present in *E. gutturalis*), has a bifid palmar tubercle (round in *E. gutturalis*), well-defined dorsolateral folds (barely visible in *E. gutturalis*), and irregular throat flecking (distinctive median gular band in *E. gutturalis*). *E. buccinator* is more similar to *E. conspicillatus*, which also shows well-defined dorsolateral folds but differs in having a wider head (HW/SVL in *E. conspicillatus* varies from 36 to 42%), cream flecks smaller than thumb pad behind thighs, an antibrachial tubercle (both absent in *E. buccinator*) and a more elongated inner metatarsal tubercle than in *E. buccinator*.

Description of the holotype. — Head as wide as body (head width = 9.6 mm), longer than wide (head length = 11 mm, 87.3% of head width); head narrow, head width 30% of SVL (snout-vent length = 28.2 mm). Snout subacuminate in dorsal view, moderately short, eye-nostril distance (3 mm) 75% of eye diameter (4 mm), internarial distance

2.6 mm, rounded and protruding beyond lower jaw in lateral view; canthus rostralis sharp; loreal region flat, sloping to lips; nostrils not protuberant, dorsolaterally directed. Interorbital space flat, without cranial crests, eyelid width (2.8 mm) 116 % of IOD (inter-orbital distance = 2.4 mm). Supra-tympanic fold prominent, tympanum relatively small (diameter 1.5 mm), its length one third of eye diameter; tympanum separated from eye by 1/3 its diameter. Two subconical postrictal tubercles.

Choanae oval, of moderate size, not concealed by palatal shelf of maxillary arch; vomerine odontophores slightly larger than choanae, median and posterior to choanae; odontophores elevated, triangular in outline, narrowly separated on midline by space equal to 1/2 odontophore width, each bearing five to nine teeth in transverse row; tongue cordiforme, longer than wide, posterior 2/3 free. Vocal slits and a large prominent subglular vocal sac present.

Skin of top and sides of head, upper surfaces of limbs and anterior part of dorsum finely shagreened; that on lower back and flanks bearing scarce small non pungent tubercles, some coalescent to form the interorbital bar and a middorsal X-shaped ridge. Skin of throat and undersides of limbs smooth, that of venter finely areolated. Well-defined dorsolateral folds extending from above eyelid to groin. No supra-anal warts. Strong discoidal folds on flanks.

Forearm without tubercles; palmar tubercle bifid, 4/5 the size of oval thenar tubercle; no supernumerary subarticular tubercles on hands; subarticular tubercles simple and conical. Fingers lacking lateral fringes and bearing subdigital pads on discs; pads wider than long; discs of inner two fingers slightly wider than digit below disc, rounded, those on outer two fingers twice as wide as digit below discs and truncate apically. First finger longer than second.

Tibia length 16.1 mm (50 % of SVL); no tubercles on knee, heel or tarsus; inner edge of tarsus bearing low fold along distal two fifth. No fringe along outer edge of sole. Inner metatarsal tubercle elongate, its length 3 times its width, subconical. Outer metatarsal tubercle round, low, about one-third to one-fourth the size of inner. Single small supernumerary plantar tubercles under toes 2, 3 and 4. Subarticular tubercles longer than wide, subconical. Toes basally webbed, bearing lateral fringes. Toe discs slightly smaller, but equally shaped, than those of outer fingers except that of the first toe, rounded and as wide as digit.

In preservative, dorsum tan; supratympanic fold, canthal stripe, center of middorsal X-shaped ridge and dorsolateral folds brown; a few cream spots bordering upper lip; flanks darker, grayish, showing poorly defined vertical bars from dorso-lateral folds to venter, blotching invading underarm and part of ventral surface; throat irregularly spotted; a brown anal spot extending into more than half of the posterior surface of thighs; ventral and inner surfaces of limbs cream; posterior surfaces of thighs brown with minute light flecks, visible under magnification; external surfaces of legs bearing transverse bars and some very dark blotches on knees and heels, dark mark in elbows and an incomplete ring-like horizontal band in forearm; plantar surfaces and anal triangle dark brown.

In life, dorsal surface copper-brown, flanks darker brown-gray; groin and rear shanks dull pink-orange; venter cream, throat spotted with light brown. Iris bronze above darker brown horizontal streak, golden-brown below. Testes unpigmented.

Variations. — Snout-vent length of adult males ranges from 28.6 to 35.0 mm. Head is slightly longer in other adult specimens of the type series; HW varies from 80 to 84.9 % of HL (87.3 % in the holotype) in adults, the head is much longer in juveniles (HW/HL, 38 to 77 %). Otherwise, juveniles do not show any ontogenetic variation on fingers length or other proportions. Proportionally to body length, head width is greater in paratopotypes (31.1 to 33.7 % of SVL) than in the holotype (30.0 %). Shanks are also longer in paratopotypes (53.4 to 64 % of SVL) than in the holotype (50.3 % of SVL).

There is also some variation in dorsal pattern and coloration. The mid-dorsal X-shaped mark varies from only the lower part in MUSM 3844 or only the central part in MUSM 3845 and 3847, to almost two connected rhomboid marks in MUSM 3846 and 3865. Throat flecking extends more from the flanks onto the venter, especially in KU 220919 and MUSM 3844-45; MUSM 3845 presents also scattered brown spots on venter. The interorbital bar is not always well defined and is missing on three paratopotypes (KU 220919; MUSM 3844, 3847). Color of the holotype has paled when preserved, other individuals have better preserved their life colors, except for the orange-red groin marks showing as cream blotches.

Distribution. — The species is known from Cocha Cashu Biological Station (350 m), in the Manu National Park, Departamento de Madre de Dios, Peru. In this area, *E. buccinator* was found in both the floodplain, where the station is situated, and on the upland primary forest, across the Manu River. In June 1992, I recorded some calls of *E. buccinator* 130 km South of Cocha Cashu, at the first Andean ridge (850 m) above the mouth of the Candamo and Guacamayo rivers, approximately 13°30'17" S, 69°41'04" W, Departamento de Puno, Zona Reservada Tambopata-Candamo.

Call. — *Eleutherodactylus buccinator* possesses an amplitude modulated call (AM) composed of 1 to 6 notes given at an interval of about 0.76 s (93.75 notes/mn). Each note has a duration of 50 to 66 ms with 17 to 18 pulses given at a rate of 257 to 283 pulses/s (fig. 3). Spectrograms of the advertisement call, given at 24.6°C by the holotype, show a fundamental frequency of 270 Hz and two emphasized frequency bands. The first band has most of the energy concentrated in two harmonics, at 1846 and 2131 Hz. Second emphasized frequency region concentrates energy from 3290 to 3860 Hz, with 3 to 5 harmonics separated by 285 (270 to 300) Hz, the dominant frequency being approximately at 3564 Hz.

Natural history. — *Eleutherodactylus buccinator* is a secretive inhabitant of the understory forest of Cocha Cashu Biological Station situated on one of the meanders on the left bank of Manu river, at 350 m elevation. The pristine, 40 m tall forest is a mosaic of successional stages lying in a floodplain not older than 300 years. The understory level, which can be easily walked, is mostly composed of palms, ferns, heliconias, shrubs and young trees (see TERBORGH, 1983, and GENTRY & TERBORGH, 1990, for more detailed descriptions).

Adult males of *E. buccinator* of the type series were discovered by their call. Only MUSM 3844 was found after dark, sitting in low vegetation at 19.00 h, in the upland forest (terra firme) facing the station area, across the Manu river. It was also the only individual, out of five examined, with a full stomach containing two big prey items, an orthopteran and a chilopoda. Juveniles were found from November through late April both at night and day time, on the ground and low vegetation.

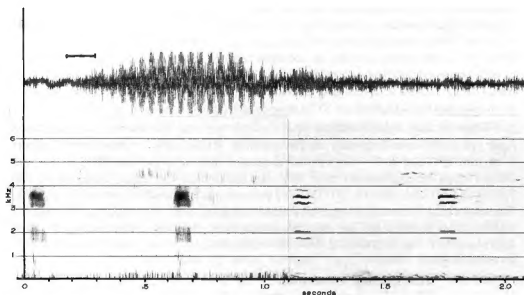


Fig. 3. — Advertisement call of *Eleutherodactylus buccinator* sp. nov.: oscillogram (above) filtered at 8 kHz, and sonagram (below). Air temperature = 24.6°C. The holotype (MUSM 3842, SVL = 28.3 mm) was calling about 50 cm above the ground, from a cavity formed by two green leaves of a small tree.

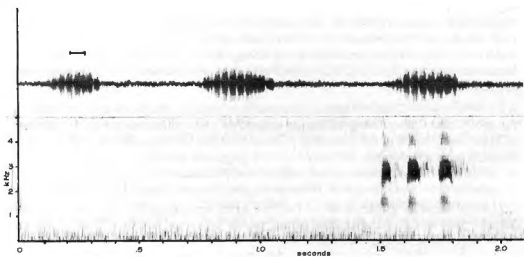


Fig. 4. — Advertisement call of *Eleutherodactylus fenestratus*: oscillogram (above) filtered at 16 kHz, and sonagram (below). Air temperature = 26°C.

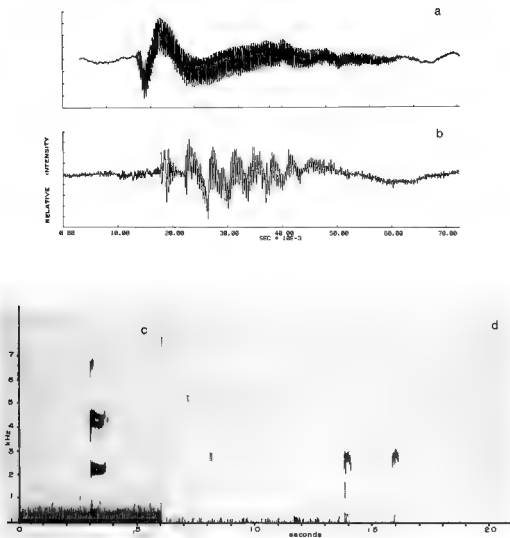


Fig. 5. — Wave form (a-b) and sonogram (c-d) of (a) and (c) *E* unnamed sp, air temperature = 23.8°C, SVL = 21.1 mm, and (b) and (d) *E. peruvianus*, air temperature = 25.8°C, SVL = 24.0 mm, oscillogram corresponds to first note.

Table I. - Call characteristics of the four syntopic species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group present at Cocha Cashu, Manu National Park, Madre de Dios, Peru.

Species	<i>E. fenestratus</i>	<i>E. buccinator</i>	<i>E. peruvianus</i>	<i>E. sp.</i>
Number of calls analyzed	3	6	7	4
Mean size of males (mm)	30.0	31.2	25.2	21.8
Note length (ms)	45	50	30	60
Dominant frequency (Hz)*	3100 (2896-3450)	3595 (3564-3630)	3070 (2812-3140)	4430 (4424-4500)
Fundamental frequency (Hz)*	190 (172-207)	270 (265-285)	260 (234-280)	
Number of notes per call**	1-3 (3)	1-5	1-5 (2)	1
Number of pulses per note	7-9	17-18	5-7	1
Interval between notes*	(.073-.084)	.618 (.403-.779)	.185 (.180-.380)	(2.4-2.5)

In parentheses: * range, ** mean.

Males called from 30 to 160 cm above the ground ($n = 11$, mean = 94 ± 33 cm), from uncovered perches ($n = 3$), or, more frequently ($n = 14$), from inside cavities formed by green leaves of small trees or by dead leaves accumulated in branches and small palms.

From 219 censuses, 40 at 06.00 h, 32 at 09.00 h, 48 at 12.00 h, 3 at 15.00 h, 64 at 18.00 h, 21 at 21.00 h and 11 at 24.00 h (1,232 hours of observations), under different weather conditions and on both seasons, *E. buccinator* has been noticed calling during 44 of the 64 censuses at dusk, between 16.30 h and 18.30 h, and only on 3 occasions at dawn (06.00 h). Although air temperature during the 64 censuses at 18 00 h varied from 16 to 28°C, *E. buccinator* only called at dusk when air temperatures were between 18 and 28°C. However, suitable temperatures for highest densities of calling males (75-100 % of maximum registered densities) ranged from 18 to 27°C.

Males of *E. buccinator* usually call in a chorus every 7 to 12 minutes. A leader starts calling and nearby frogs answer, alternating calls. While observing calling individuals at dusk, males that were kept constantly illuminated with a headlamp went on calling longer after dark, when leader and other males on the chorus had stopped, presumably because of darkness.

Table II. - Density of calling males of species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group per kilometer of trail censused on the floodplain of Cocha Cashu. Data come from 190 censuses at various hours of day between 1986 and 1989, under several weather conditions, dry and rainy season. H: hour of day. N: number of censuses. For each species, the first line gives the range and the second, in parentheses, the mean.

H	< 06.00 h	09.00 h	12.00 h	18.00 h	21.00 h	24.00 h
N	35	27	44	56	17	11
<i>E. fenestratus</i>						
	0-0.9	0	0	0-2.7	0-1.8	0-0.89
	(0.03)	(0)	(0)	(0.32)	(0.11)	(0.12)
<i>E. buccinator</i>						
	0-0.51	0	0	0-13.3	0	0
	(0.04)	(0)	(0)	(2.05)	(0)	(0)
<i>E. peruvianus</i>						
	0-17.8	0-9.2	0-17.9	0-79.4	3-74.5	6-31.1
	(4.33)	(0.34)	(0.62)	(9.76)	(12.59)	(12.8)
<i>E. sp.</i>						
	0-9.78	0-4.96	0-2.61	0-48	0-16.6	2.7-16.9
	(1.87)	(0.22)	(0.09)	(9.84)	(4.70)	(6.89)

The call of *E. buccinator* was easily recognized at a maximum distance of 30 m, giving a reliable strip width of 60 m for aerial census. I have then estimated a maximum density of 2 (2.2) calling males per hectare (13.3 males registered in an area of 1000 m of trail × 60 m of transect width).

Call of syntopic species. - Co-occurring species of the *E. conspicillatus* group are *E. fenestratus*, *E. peruvianus*, and an unnamed species of *Eleutherodactylus*, now under description (FLORES & RODRÍGUEZ, in preparation). Of the four species from Cocha Cashu, at least three revealed similar call structure: *E. buccinator*, *E. fenestratus* and *E. peruvianus* (figs. 4-5). Long range advertisement calls of all three species are composed of "chuck" amplitude modulated notes with several harmonics and pulses per note. Besides differences

in note lengths, pulses per note, time interval between notes and length of notes (see Table I), calls also differ in the range of their emphasized bands and distance between harmonics (fundamental frequencies). Calls reported here generally agree with previously described advertisement calls of *E. peruvianus* from Panguana (SCHLÜTER, 1980) and *E. fenestratus* from Manaus (ZIMMERMAN & BOGART, 1984). In addition to call differences, species also differ in peak hours of activity and microhabitat distribution. The four species have different hours of calling activity (Table II), and while *E. fenestratus* was found only in clearings and edge situations (river bank, streams or lakes), *E. buccinator*, *E. peruvianus* and the unnamed species were found only inside the forest.

DISCUSSION

The external morphology of *Eleutherodactylus buccinator* relates it to lowland species assigned to the former *E. fitzingeri* group (LYNCH, 1976). LYNCH (1986) separated all cis-Andean species of the *E. fitzingeri* group into the *E. conspicillatus* group, based on the lateral passage of the mandibular ramus of the trigeminal nerve ("S"), relative to the *m. adductor mandibulae externus superficialis*. Although *E. buccinator* specimens were not dissected, this species shares most external characters with other species of the *E. conspicillatus* group, and is very likely related to other lowland species listed by LYNCH (1980), all having the "S" condition of the defining character; therefore, *E. buccinator* is tentatively placed in the *E. conspicillatus* group, if the group is to be valid. The monophyly of this group, currently based only on shared plesiomorphic features (LYNCH, 1986), will not be demonstrated until apomorphic features are found.

The restricted range of calling hours and the observed behaviour with respect to artificial illumination suggests a light cue and a narrow light range for calling activity in *Eleutherodactylus buccinator*. Narrow light levels have been suggested as possible cause for habitat selection and daily activity rhythms of other neotropical frogs (JEAGER & HAILMAN, 1981). Among the four species of the *E. conspicillatus* group at Cocha Cashu, differences in habitat utilization and time of activity may have arisen as a way of minimizing similarity between calls. Similar vocalizations have been suggested as a possible cause for habitat segregation and allopatric distribution of closely related species of frogs (e. g. PYBURN & LYNCH, 1981). Additionally, it has been hypothesized that particular patterns of calling activities as those observed in *E. buccinator* may ultimately be a predator-escape strategy (LYNCH & MYERS, 1983). These hypothetical light cue, sound-space partitioning and predator-escape strategy remain to be experimentally demonstrated.

AN ARTIFICIAL KEY TO THE SPECIES OF *ELEUTHERODACTYLUS* FROM COCHA CASHU, SOUTHEASTERN PERU

For a speciose genus like *Eleutherodactylus*, updated keys are necessary to keep track of known species from well surveyed assemblages. I offer here a key for field identification

of the twelve syntopic species of Cocha Cashu. This key does not include *E. sulcatus*, the only species of *Eleutherodactylus* in the area lacking expanded discs; it cannot be confused with any other of this genus by its short digits and a very large head.

1. First finger longer than second, tympanum prominent, ventral skin smooth 2
 First finger shorter than second, tympanum concealed or visible, ventral skin areolate 5
2. Prominent dorsolateral folds, no labial bars, HW/SVL < 34 %, groin reddish orange *E. buccinator* sp. nov.
 Dorsolateral folds barely defined or absent, with or without labial bars, HW/SVL > 34 % 3
3. Pale spots on rear thigh *E. peruvianus* (Melin, 1941)
 Rear thigh uniform, labial bars 4
4. No dark anal triangle or plantar surfaces, no dorsolateral folds
 *E. fenestratus* (Steindachner, 1864)
 Dark anal triangle and plantar surfaces, low dorsolateral ridges . . . *E.* unnamed sp.
5. Venter and concealed surfaces spotted or marbled 6
 Venter uniform or with very small flecking, concealed surfaces with or without dark marks 7
6. Tympanum concealed, marbled venter, groin yellowish, tuberculate dorsal skin *E. ventrimarmoratus* (Boulenger, 1912)
 Tympanum visible, marbled venter and rear thighs, groin pink-reddish, some pustules in smooth dorsal skin *E. diadematus* (Jiménez de la Espada, 1875)
7. Dorsum brown, reddish, cream or grayish 8
 Dorsum green or yellowish 11
8. Dorsum brown or grayish, tympanum concealed 9
 Dorsal cream or brown, skin finely shagreened with or without warts. 10
9. Venter brown, tympanum concealed, dark and light blotches in groin, orange in life, SVL = 14.4-34.0 mm *E. altamazonicus* Barbour & Dunn, 1921
 Venter brown, no dark marks in groin, yellow in life, SVL < 22 mm
 *E. cf. carvalhoi* Lutz, 1952
10. Large brown subocular bar, snout short, groin without dark marks, orange in life, no marbling in throat, dorsal surfaces cream, at least on snout, scattered warts *E. ockendeni* (Boulenger, 1912)
 Light labial stripe, snout long, yellow mark bordered with black in groin, marbling in throat, dorsum reddish brown, no warts in dorsum *E. toftae* Duellman, 1978
11. Dull green or yellowish, tympanum visible, snout rounded in dorsal view, truncate in profile *E. mendax* Duellman, 1978
 Bright green, external borders white, digits white with purple, snout protruding in profile *E.* sp.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce du groupe d'*Eleutherodactylus conspicillatus* est décrite de Cocha Cashu, 350 m, Parc National Manu, sud-est du Pérou. La nouvelle espèce, *E. buccinator*, ressemble à *E. conspicillatus* et à *E. gutturalis* et possède un chant très remarquable qui n'est émis qu'à la tombée de la nuit. Une clé d'identification des espèces d'*Eleutherodactylus* de Cocha Cashu est présentée.

RESUMEN

Se describe una nueva especie de *Eleutherodactylus* del grupo *conspicillatus* de Cocha Cashu, 350 m, Parque Nacional del Manu, Sudeste del Perú. *E. buccinator* se parece más a *E. conspicillatus* y a *E. gutturalis* y posee un conspicuo canto que se escucha sólo al anochecer. Una clave de identificación de las especies de *Eleutherodactylus* de Cocha Cashu es presentada.

ACKNOWLEDGEMENTS

Field work at Manu N P. was partially supported by a World Wildlife Fund grant to John TERBORGH. Data from Tambopata-Candamo come from a RAP (Rapid Assessment Program) expedition by Conservation International. I thank G. ZUG, R. HEYER, B. REYNOLDS and R. MCDIARMID from the USNM, C. MYERS from the AMNH, W. E. DUELLMAN from KU and A. DUBOIS from the MNHN, for making accessible collections at their charge, and J. LYNCH for identifying *E. sulcatus*. I especially thank D. DAVIDSON from the University of Utah, and R. BARBAULT from the Ecole Normale Supérieure of Paris, for kindly providing working space and facilities. Audio analyses were possible through the courtesy of R. HEYER (USNM) and G. ROSE (U. of Utah). I am grateful to J. TELLO, D. PAREDES and L. VILLEGAS for assisting me in the field. A. OHLER and Y. SCHACH-DUC generously prepared the illustrations and R. BOUR the final tables. Permit for collections were facilitated by the Dirección General Forestal y de Fauna, Ministerio de Agricultura. A DUBOIS and two anonymous reviewers made constructive comments on an earlier version of the manuscript.

LITERATURE CITED

- GENTRY, A. & TERBORGH, J., 1990. — Composition and dynamics of the Cocha Cashu "mature" floodplain forest. In: A. GENTRY (ed.), *Four neotropical rainforests*, New Haven, Yale University Press: 542-564.
- JEAGER, R. G. & HAILMAN, J. P., 1981. — Activity of neotropical frogs in relation to ambient light. *Biotropica*, **13** (1): 59-65.
- LYNCH, J. D., 1976. — The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **61**: 1-24.
- 1980. — A taxonomic and distributional synopsis of the Amazonian frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Amer. Mus. Novit.*, **2696**, 1-24.
- 1986. — The definition of the Middle American clade of *Eleutherodactylus* based on jaw musculature (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica*, **42** (2): 248-258.

- LYNCH, J. D. & DUELLMAN, W. E., 1980. — The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes. *Misc. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **69**: 1-86.
- LYNCH, J. D. & MYERS, C. W., 1983. — Frogs of the *fitzingeri* group of *Eleutherodactylus* in Eastern Panama and Chocóan South America. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.*, **175** (5): 481-572.
- PYBURN, W. F. & LYNCH, J. D. 1981. — Two little-known species of *Eleutherodactylus* (Amphibia Leptodactylidae) from the Sierra de la Macarena, Colombia. *Proc. biol. Soc. Wash.*, **94** (2): 404-412.
- RODRÍGUEZ, L. O., 1992. — Structure et organisation du peuplement d'Anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **47** (2): 151-197.
- RODRÍGUEZ, L. & CADLE, J., 1990. — A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. *In*: A. GENTRY (ed.), *Four neotropical rainforests*, New Haven, Yale University Press: 410-425.
- SCHLÜTER, A., 1980. — Bio-akustische Untersuchungen an Leptodactyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia. Leptodactylidae). *Salamandra*, **16** (4): 227-247.
- TERBORGH, J., 1983. — *Five New World primates a study in comparative ecology*. Princeton, N. J., Princeton Univ. Press 1-260.
- ZIMMERMAN, B. L. & BOGART, J. P., 1984. — Vocalizations of primary forest frog species in the central Amazon. *Acta amazonica*, **14** (3-4): 473-519.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

Volume d'eau effectif, volume d'eau accessible et effet de masse chez les têtards de *Bufo calamita*

Nils GOLAY & Heinz DURRER

Station de recherches Rana, Rue de la Pisciculture, 68300 Saint-Louis, France

The experiment presented here was centred on two questions: (1) does crowding effect in tadpoles of *Bufo calamita* influence the size of toadlets at metamorphosis? (2) does the crowding effect depend on the density of the tadpoles in the total water volume (effective water volume) and/or on their density in the accessible water volume (enclosed in a frame)?

To test these hypotheses, seven groups of tadpoles were raised in seven basins, all containing the same water volume. In three of these basins the accessible water volume was restricted to a tenth by a frame.

These experiments showed that the crowding effect strongly influences the size of freshly metamorphosed toadlets. At a density of five tadpoles per litre, growth inhibition was already noticeable. Both the effective and the accessible water volume interact with the crowding effect.

With increasing tadpole density the larval period of the first metamorphosing toadlets is reduced whereas the time span until 50 % of the animals reach metamorphosis is prolonged.

INTRODUCTION

Chez la plupart des anoues, la croissance des têtards est ralentie proportionnellement à leur densité, ce qui entraîne une taille inférieure à la normale chez les individus juste métamorphosés. Ce phénomène est désigné du nom d'"effet de masse" ou "crowding effect" (KABISCH, 1990).

Nous avons supposé que ce phénomène jouait un rôle important chez le crapaud calamite (*Bufo calamita*). En effet, cet anoué pond habituellement une grande quantité d'œufs dans des volumes d'eau relativement faibles (voir par ex.: ANDRÉN & NILSON, 1985; BANKS & BEEBEE, 1987; BREGULLA, 1988; HEUSSER, 1972); ainsi, la densité des têtards du calamite est en général très élevée dès l'éclosion. Cette densité augmente encore avec l'assèchement progressif des mares, très souvent éphémères, qui constituent les frayères les plus recherchées par cet anoué.

Le premier but de l'expérience présentée ici était de tester deux hypothèses à propos du déterminisme de l'effet de masse chez le calamite.

(1) *Hypothèse du volume d'eau effectif*: l'effet de masse serait déclenché par une densité élevée de têtards.

L'estimation de la densité pose le problème du volume d'eau dans lequel vivent les têtards. Celui-ci peut être bien plus grand que le volume d'eau qui leur est accessible. En effet, les eaux stagnantes des biotopes fréquentés par le crapaud calamite sont le plus souvent en contact direct avec la nappe phréatique, le substrat de leur fond étant fréquemment constitué de gravier et de sable (voir par ex.: BEEBEE, 1979; BLANKENHORN, 1972; BRINKMANN & PODLOUKY, 1987; GROSSENBACHER, 1988; SINSCH, 1988, 1989). Du fait du renouvellement de l'eau, le volume d'eau total qui baigne les têtards au cours de leur développement est bien plus important que le volume apparent de la frayère (volume d'eau accessible). Ainsi, même dans un habitat restreint et malgré une densité très élevée, l'effet de masse peut être amorti, à condition, toutefois, que la nourriture soit suffisante. Selon cette hypothèse, le mécanisme d'inhibition suppose la dispersion dans le milieu d'un agent inhibiteur.

(2) *Hypothèse du volume d'eau accessible*: l'effet de masse serait proportionnel à la densité des têtards dans le volume d'eau qui leur est accessible. Selon cette hypothèse, le mécanisme de l'inhibition reposerait sur les contacts directs entre congénères.

Le deuxième but de cet article est d'évaluer l'influence de l'effet de masse sur la taille des jeunes crapauds calamites juste après leur métamorphose et sur la durée de leur période larvaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été effectuées dans la Halle Est de la pisciculture de la Petite Camargue Alsacienne à Saint-Louis (Haut-Rhin, France).

L'élevage des groupes de têtards a été réalisé dans des bassins circulaires en fibre de verre, de 150 ± 10 l. Le fond des bassins étant légèrement en forme d'entonnoir, la profondeur au bord était de 1 cm contre 11 cm au centre (fig. 1).

Dans tous les bassins, les conditions physiques ont été maintenues constantes (température de 24°C, aération continue). Tous les bassins recevaient le même éclairage. L'eau a été changée à peu près tous les deux jours. La nourriture était composée de 2/5 de poudre d'ortie, 2/5 de nourriture pour poissons rouges, broyée, et 1/5 de granulés pour chats. La ration quotidienne était de 24 mg/têtard pendant les deux premières semaines, et de 48 mg/têtard par la suite (quantités considérées comme optimum par BEEBEE, 1983).

Le 13 mai 1991, 7 bassins ont été garnis de frai de calamite pris dans des mares en cours d'assèchement de la gravière SASAG à Blotzheim (Haut-Rhin) pendant les nuits des 11 et 12 mai 1991. La répartition du frai de 6 femelles dans les 7 bassins a été

plan:

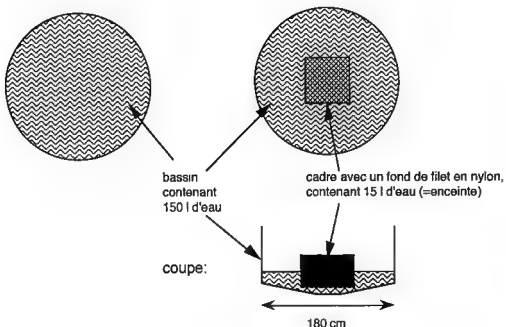


Fig 1 – Schéma de l'installation utilisée: bassins circulaires de pisciculture avec ou sans enceinte.

proportionnelle au nombre de têtards par bassin pour réduire le plus possible la variation génétique entre les groupes.

Le nombre total d'œufs a été extrapolé à partir de comptages sur des morceaux de cordon de 10 cm de longueur.

Dans les groupes '1500 se', '3000 se' et '3000 ae', plus de 100 œufs ne se sont pas développés (Tableau I). Le nombre initial de têtards (deuxième colonne du Tableau I) a été estimé en déduisant le nombre d'œufs non éclos du nombre d'œufs introduits dans les bassins. Pour les trois groupes qui comptaient moins de têtards que prévu, on a réduit le volume d'eau dans les proportions nécessaires pour obtenir la densité de têtards désirée pour l'expérience. Pour ne pas endommager les têtards récemment éclos, on a pris soin d'enlever les œufs non développés une fois que les têtards nageaient dans le bassin.

Afin de restreindre le volume d'eau disponible, une enceinte perméable de 50 × 50 cm a été installée à l'intérieur de 3 des 7 bassins. Le cadre de cette enceinte était en bois et son fond consistait en un filet très fin en nylon (taille de la maille: 1,1 × 1,1 mm). Une mouture grossière de la nourriture l'empêchait de tomber à travers les mailles du filet de

Tableau I. — Noms des 7 groupes, conditions de l'expérience et résultats:

d (vol. effectif): densité de têtards dans le volume d'eau effectif (150 l).

d (vol. accessible): densité de têtards dans le volume accessible, c'est-à-dire dans le volume d'eau dans lequel ils pouvaient se mouvoir librement (15 l avec enceinte, 150 l sans enceinte). Le nombre des têtards éclos n'était pas exactement identique dans tous les bassins et l'adjonction d'autres têtards après l'éclosion était contre-indiquée. On a donc choisi de réduire le volume d'eau, chez les trois groupes (suivis d'astérisques) qui comptaient moins de têtards que prévu, dans les proportions nécessaires pour obtenir la densité de têtards désirée pour l'expérience. Ainsi le volume d'eau était, après cet ajustement, de 140 l pour les groupes (*) et (**) et de 120 l pour le groupe (***).

Jours de mensuration: jours après l'éclosion où des échantillons de crapauds récemment métamorphosés furent prélevés pour mensuration de leur longueur.

n: nombre total des crapauds mesurés.

nom du groupe	nombre têtards	avec/sans enceinte	d (vol. effectif)	d (vol. access.)	jours de mensuration	n
'150 se'	150	sans	1 / 1	1 / 1	1;3	27
'700 se'	700	sans	5 / 1	5 / 1	1;3;6	37
'700 ae'	700	avec	5 / 1	50 / 1	1;3;8	37
'1500 se'*	1400	sans	10 / 1	10 / 1	1;7;13	25
'1500 ae'	1500	avec	10 / 1	100 / 1	1;3;10;16;18;20	57
'3000 se'***	2800	sans	20 / 1	20 / 1	1;7;10;14	71
'3000 ae'***	2400	avec	20 / 1	200 / 1	1;3;13;16;18;20	57

l'enceinte. Les têtards de tous les groupes expérimentaux avaient ainsi accès à la même quantité de nourriture.

Un diffuseur placé sous ce filet assurait la circulation de l'eau entre l'intérieur et l'extérieur de l'enceinte. A l'intérieur de celle-ci, la profondeur de l'eau était de 6 cm et le volume d'eau de 15 l, soit 10 % du volume d'eau effectif contenu dans le bassin où se trouvait l'enceinte (fig. 1).

Pour chaque groupe, on a relevé le temps écoulé entre l'éclosion et la métamorphose des premiers têtards (Met 1), le temps entre les premières métamorphoses et le moment où environ 50 % des têtards avaient achevé leur métamorphose (Met 50 %), et la longueur moyenne (de la pointe du museau à l'extrémité de l'urostyle) des crapelets à la métamorphose (plusieurs échantillons pendant la période Met 50 %, Tableau I). Les têtards et les jeunes crapauds morts ont été retirés journalièrement pendant toute la durée de l'expérimentation. Le nombre des jeunes crapauds évacués des bassins n'ayant été qu'estimé, les durées Met 50 % obtenues peuvent comporter une erreur d'environ ± 2 jours.

Après l'expérience, tous les crapelets ont été relâchés dans la gravière.

RÉSULTATS

L'analyse de variance à deux facteurs montre que la présence de l'enceinte et la densité de têtards influencent la taille à la métamorphose ($F/\text{densité}_{3,304} = 251,6$, $P = 0,0001$; $F/\text{enceinte}_{1,304} = 108,2$, $P = 0,0001$). De plus, l'interaction entre ces deux facteurs est aussi significative ($F/\text{densité} \times \text{enceinte}_{2,304} = 24,4$, $P = 0,0001$).

A la métamorphose, les jeunes crapauds du groupe '150 se' étaient de loin les plus grands, suivis de ceux des groupes '700 se' et '1500 se' (fig. 2). Les jeunes crapauds du groupe '700 ae' occupaient une position intermédiaire. En revanche, les crapauds des groupes '1500 ae', '3000 se' et '3000 ae', aux longueurs moyennes à peu près égales, étaient sensiblement plus petits que ceux des quatre autres groupes.

La réduction du volume d'eau accessible aux têtards (le volume d'eau effectif restant le même) a eu des conséquences importantes, ce qui apparaît clairement lorsqu'on compare les groupes '700 se' et '700 ae' et les groupes '1500 se' et '1500 ae'. L'hypothèse du rôle du volume d'eau accessible peut donc être retenue.

Le volume d'eau accessible n'a cependant pas été le seul facteur responsable de l'effet de masse dans l'expérience. Si tel avait été le cas, l'effet de masse aurait dû être plus fort – ou du moins aussi fort – dans le groupe '700 ae' que dans le groupe '3000 se', étant donné que les têtards du groupe '700 ae' ne disposaient chacun en moyenne que de 20 ml (ce qui correspond à une densité de 50 têtards / l dans le volume accessible), alors que ceux du groupe '3000 se' disposaient de 50 ml (soit 20 têtards / l). Or, les crapauds du groupe '700 ae' sont devenus plus grands que ceux du groupe '3000 se'. La première hypothèse, selon laquelle l'effet de masse dépend du volume d'eau effectif, est donc également acceptable.

L'expérience montre cependant aussi les limites de l'influence de la densité: à partir d'un certain seuil, l'influence d'une augmentation de la densité sur l'effet de masse est de plus en plus faible (fig. 2). Ainsi, l'augmentation du nombre de têtards entre le groupe '1500 ae' et le groupe '3000 ae', qui présentent les plus fortes densités, n'entraîne pas une réduction significative de la taille des jeunes crapauds, comme le montre le test t ($t = -0,159$, $P = 0,87$).

La durée du développement des premiers têtards (Met 1) ainsi que la durée qui sépare les premières métamorphoses du moment où la moitié des têtards ont achevé leur métamorphose (Met 50 %) a beaucoup varié d'un groupe à l'autre (fig. 3).

Plus les animaux étaient grands à la métamorphose, c'est-à-dire plus l'effet de masse était faible, plus la durée Met 1 a été longue ($n = 6$, coefficient de corrélation linéaire $r = 0,93$, $P = 0,006$; fig. 3a), et plus la durée Met 50 % a été brève ($n = 7$, coefficient de corrélation linéaire $r = -0,76$, $P = 0,033$; fig. 3b).

A l'intérieur des groupes, il n'y a pas eu de différence de taille significative entre les crapauds qui s'étaient métamorphosés les premiers et ceux qui s'étaient métamorphosés les derniers.

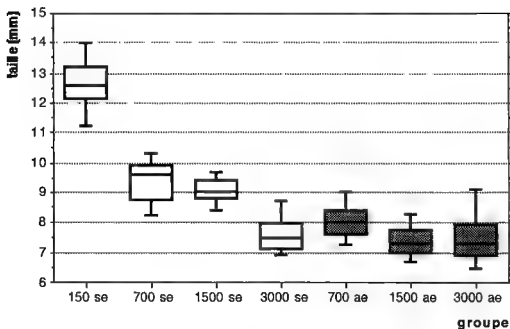


Fig. 2 - Taille à la métamorphose des têtards des différents groupes. La moyenne de chaque groupe est indiquée par la ligne dans la boîte, les extrémités de la boîte indiquent la déviation standard, et les barres l'intervalle de confiance de 95 %. Le test de comparaison de moyennes Student-Newman-Keuls entre les moyennes de tous les groupes montre l'ordre suivant: 150se > 700se = 1500se > 700ae > 3000se = 1500ae = 3000ae.

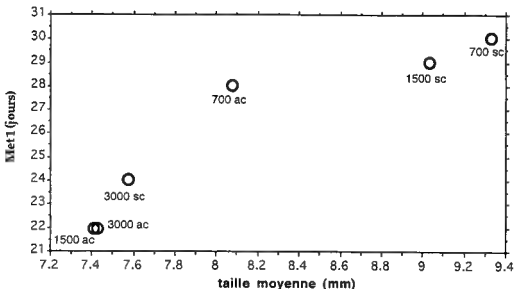
Dans tous les groupes expérimentaux, le taux de mortalité jusqu'à la libération des animaux est resté en-dessous de 10 %. La mortalité la plus élevée a été observée dans le groupe '1500 ae' avec 103 têtards morts (soit 7 %) et 15 crapauds juvéniles morts (soit 2 % des 750 crapauds métamorphosés). La mortalité la plus faible a été observée dans le groupe '700 ae' (15 têtards soit 2 % et 12 crapauds juvéniles soit 3.5 %).

DISCUSSION

La comparaison des moyennes des tailles des crapauds récemment métamorphosés des 7 groupes expérimentaux permet de constater que la densité des têtards dans le volume d'eau accessible (limité par l'enceinte dans 3 des 7 groupes) a une influence sur la croissance des têtards. Par ailleurs, il s'avère que la croissance dépend aussi de la densité dans le volume d'eau effectif (volume d'eau dans tout le bassin).

On peut donc supposer que les eaux stagnantes à substrat de gravier où la nappe phréatique affleure, qui constituent, dans le Fossé Rhénan, les frayères les plus propices

(a)



(b)

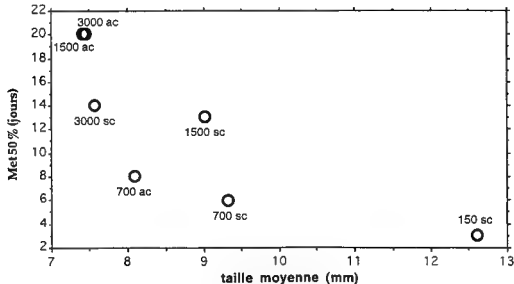


Fig 3 — Dans cette figure, la taille moyenne à la métamorphose a été prise comme indicateur de l'intensité de l'effet de masse. Dans les deux graphiques, l'intensité de l'effet de masse diminue donc de gauche à droite. (a) Moins l'effet de masse est important (plus les tailles moyennes sont grandes), plus le laps de temps jusqu'aux premières métamorphoses (Met 1) est long ($n = 6$, $r = 0.93$, $P = 0.006$). (b) En revanche, moins l'effet de masse est important, plus le laps de temps entre les premières métamorphoses et la métamorphose de 50 % des têtards (Met 50 %) est court ($n = 7$, $r = -0.76$, $P = 0.033$). (Pour le groupe '150 se' la durée Met 1 manque, la date d'éclosion ayant fait l'objet d'un oubli.)

au calamite, comportent un moindre risque d'effet de masse que des mares colmatées sans contact avec la nappe phréatique; mais le contact avec la nappe n'empêche pas que, lorsque la densité est élevée, l'effet de masse se manifeste aussi, d'autant plus que le volume d'eau accessible de ces sites est souvent très restreint.

Récemment, BEEBEE (1991), BEEBEE & WONG (1992) et GRIFFITHS et al. (1993) ont identifié, chez le crapaud calamite (*Bufo calamita*), l'algue dépigmentée *Prototheca richardsi* comme agent de l'effet de masse. Dans le modèle établi par BEEBEE & WONG (1992), seul le manque de nourriture est mis en corrélation avec l'augmentation des *Prototheca* dans l'eau, avec le renforcement de leur excrétion par les têtards. Selon ce modèle, la coprophagie des têtards, et avec celle-ci l'effet de masse, ne devraient donc pas augmenter en cas de haute densité des têtards tant que le nourrissage reste suffisant.

L'expérience présentée ici, tout comme celle de GRIFFITHS et al. (1993), prouve en revanche que la densité des têtards en elle-même peut être responsable de l'effet de masse. En effet, la quantité de nourriture par têtard a été suffisante pour les 7 groupes et ce facteur n'a donc pas pu limiter la croissance des têtards de certains groupes seulement.

En 1993, MIRANDA & PISANÓ ont effectué des expériences de laboratoire sur l'effet de masse chez les têtards de *Bufo arenarum*. Chez cette espèce, une densité élevée de têtards paraît aussi pouvoir déclencher l'effet de masse. MIRANDA & PISANÓ présument que les têtards perçoivent la densité au moyen de la vue.

Lors de l'expérience présentée ici, les plus grands sujets du groupe '700 se', pour lequel la densité des têtards s'élevait à 5 têtards par litre d'eau, ont juste atteint, à la fin de leur métamorphose, la taille des crapelets du groupe '150 se', pour lequel la densité était d'un seul têtard par litre. Une densité de 5 larves par litre d'eau a donc suffi pour provoquer un important effet de masse.

Les tailles moyennes du groupe '1500 ae' et du groupe '3000 ae' ne sont pas significativement différentes. On peut ainsi supposer qu'à partir d'une certaine densité l'effet de masse atteint son intensité maximale et qu'une augmentation supplémentaire de la densité n'entraîne plus une accentuation de cet effet, à condition que les facteurs abiotiques et la quantité de nourriture ne changent pas. Il s'agit donc d'un phénomène de saturation. D'après nos résultats, l'effet de masse a atteint son intensité maximum à partir d'une densité de 10 à 20 têtards par litre.

Il ressort des données présentées ci-dessus que les têtards du crapaud calamite se métamorphosent à des tailles variables, à partir d'un minimum d'environ 7 mm (les tailles moyennes des groupes '1500 ae', '3000 se' et '3000 ae' dans la fig. 2).

Des jeunes crapauds élevés sans effet de masse pendant leur phase larvaire pourraient avoir une survie plus élevée que des crapauds qui ont subi un effet de masse, l'avantage de taille des premiers pouvant les rendre plus aptes à chercher leur nourriture, à échapper à la prédation, à s'enfouir en automne et à préparer des réserves pour l'hibernation. SMITH (1987) a pu en effet démontrer sur le terrain que, chez *Pseudacris triseriata*, les individus qui atteignent la plus grande taille à la métamorphose ont significativement plus de chances d'atteindre la maturité sexuelle que les plus petits. Dans une étude semblable, PFENNIG et al. (1991) sont arrivés au même résultat chez *Scaphiopus multiplicatus*.

Chez la plupart des amphibiens, l'effet de masse induit une prolongation de la période larvaire (BROCKELMAN, 1969; MIRANDA & PISANÓ, 1993; NEWMAN, 1987; SMITH, 1987; SMITH-GILL & BERVEN, 1979; WILBUR, 1976). Ceci se vérifie également pour le crapaud calamite comme le montrent nos résultats. Il faut cependant noter que BEEBEE & BEEBEE (1978) ont obtenu des résultats contraires.

La différence entre Met 1 et Met 50 % est particulièrement élevée pour les groupes à forte densité. Cette différence s'explique par le fait que, dans ces groupes, quelques rares têtards se sont métamorphosés après un développement court, tandis que la majorité des larves présentaient un développement particulièrement long. Ce phénomène est sans doute lié à l'effet de masse. Il a aussi été observé par MIRANDA & PISANÓ (1993) chez *Bufo arenarum*.

Dans cette expérience, tout comme dans celles de GRIFFITHS et al. (1993) avec *Bufo calamita* et celles de MIRANDA & PISANÓ (1993) avec *Bufo arenarum*, mais contrairement à ce que BROCKELMAN (1969) a décrit pour *Bufo americanus*, aucune augmentation de mortalité n'a été observée à forte densité, ni pendant la période larvaire ni au cours de la métamorphose. Le taux de mortalité est resté en-dessous de 10 % dans tous les groupes.

L'influence de l'effet de masse sur la survie des jeunes crapauds dans les populations naturelles fera de notre part l'objet d'observations de terrain.

RÉSUMÉ

L'expérience présentée a été centrée sur deux questions: (1) dans quelle mesure l'effet de masse chez les têtards du crapaud calamite (*Bufo calamita*) influence-t-il la taille des crapauds à la métamorphose? (2) l'effet de masse dépend-il de la densité des têtards dans le volume total d'eau qui les baigne (volume d'eau effectif) et/ou de la densité des têtards dans le volume d'eau qui leur est accessible?

Pour tester ces hypothèses, des groupes de têtards ont été élevés dans des bassins contenant tous la même quantité d'eau. Dans trois des sept bassins, le volume d'eau accessible aux têtards a été réduit à un dixième du contenu effectif au moyen d'une enceinte, faite d'un filet fin.

Les résultats montrent que l'effet de masse influence très fortement la taille des crapetelets à la métamorphose. Il suffit d'une densité de cinq têtards par litre d'eau pour que la croissance soit inhibée. Le volume d'eau effectif et le volume d'eau accessible jouent l'un et l'autre un rôle dans le mécanisme de l'effet de masse. Une augmentation de densité entraîne un raccourcissement de la période larvaire des têtards qui se métamorphosent les premiers, mais aussi une augmentation de la variation de la durée du développement.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par le "Verein zur Förderung der Forschungsstation in der Petite Camargue Alsacienne" (Saint-Louis, France).

Toute ma reconnaissance va à Stefanie BUSAM et Reto STOCKER pour le temps et le soin qu'ils ont apportés aux travaux fort exigeants de laboratoire.

Je remercie également l'association "eAu vive", qui a mis gracieusement la halle de la pisciculture et ses installations à notre disposition.

Merci à Andi OCHSENBEIN, Markus FISCHER, Véronique PERROT et au Professeur Dr. U. SINSCH qui ont accepté de relire le manuscrit, et à Jean Paul BINNERT et Markus FISCHER pour la traduction en français du texte allemand original.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDRÉN, C. & NILSON, G., 1985. — Breeding pool characteristics and reproduction in an island population of natterjack toads (*Bufo calamita*) at the Swedish west coast. *Amphibia-Reptilia*, **6**: 137-142.
- BANKS, B. & BEEBEE, T. J. C., 1987. — Diurnal spawning behaviour in the natterjack toad *Bufo calamita*. *Herpet. J.*, **1**: 154-155.
- BEEBEE, T. J. C., 1979. — A review of scientific information pertaining to the natterjack toad (*Bufo calamita*) throughout its geographical range. *Biol. Conserv.*, **16** (2): 107-134.
- 1983. — Factors influencing the growth and survival of natterjack toad (*Bufo calamita*) tadpoles in captivity. *Brit. J. Herpet.*, **6**: 294-299.
- 1991. — Purification of an agent causing growth inhibition in anuran larvae and its identification as a unicellular unpigmented alga. *Can. J. Zool.*, **69**: 2146-2153.
- BEEBEE, T. J. C. & BEEBEE, M. L., 1978. — A quantitative study of metamorphosis in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Brit. J. Herpet.*, **5**: 689-693.
- BEEBEE, T. J. C. & WONG, A. L.-C., 1992. — Prototheca-mediated interference competition between anuran larvae operates by resource diversion. *Physiol. Zool.*, **65** (4): 815-831.
- BLANKENHORN, H. J., 1972. — Meteorological variables affecting onset and duration of calling in *Hyla arborea* and *Bufo calamita*. *Oecologia*, **9**: 223-234.
- BREGULLA, D., 1988. — Temperaturuntersuchungen an Laichgewässern der Kreuzkröte *Bufo calamita* Laurenti, 1768. *Salamandra*, **24** (4): 276-286.
- BRINKMANN, R. & PODLOUCKY, R., 1987. — Vorkommen, Gefährdung und Schutz der Kreuzkröte (*Bufo calamita*) in Niedersachsen unter besonderer Berücksichtigung von Abgrabungen. Grundlagen für ein Artenhilfsprogramm. *Ber. naturhist. Ges.*, **129**: 181-207.
- BROCKELMAN, W. Y., 1969. — An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, **4**: 632-644.
- GRIFFITHS, R. A., DENTON, J. & WONG, A. L.-C., 1993. — The effect of food level on competition in tadpoles: interference mediated by protothecan algae? *J. Anim. Ecol.*, **62**: 274-279.
- GROSSENBACHER, K., 1988. — Verbreitungsatlas der Amphibien der Schweiz. *Documenta Faunistica Helvetiae*, **7**.
- HEUSSER, H., 1972. — Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen der Kreuzkröte, *Bufo calamita* Laur. *Oecologia*, **10**: 93-98.
- KABISCH, K., 1990. — Wörterbuch der Herpetologie. Jena, Fischer.
- MIRANDA, L. A. & PISANO, A., 1993. — Efecto de la densidad poblacional en larvas de *Bufo arenarum* producido a través de señales visuales. *Alytes*, **11** (2): 64-76.
- NEWMAN, R. A., 1987. — Effects of density and predation on *Scaphiopus couchi* tadpoles in desert ponds. *Oecologia*, **71**: 301-307.

- PFENNIG, D. W., MABRY, A. & ORANGE, D., 1991 - Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in *Scaphiopus multiplicatus*. *Ecology*, **72** (6): 2240-2248.
- SINSCH, U., 1988 - Auskiesungen als Sekundärhabitats für bedrohte Amphibien und Reptilien. *Salamandra*, **24** (2/3): 161-174.
- 1989. - Die Kreuzkröte (*Bufo calamita*): Dynamik und Mikrohabitate einer Kiesgrubenpopulation. *Verh. Ges. f. Ökol.*, **18**: 101-109.
- SMITH, D. C., 1987 - Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*, **68** (2): 344-350.
- SMITH-GILL, S. J. & BERVEN, K. A., 1979. - Predicting amphibian metamorphosis. *Amer. Natur.*, **113** (4): 563-585.
- WILBUR, H. M., 1976. - Density dependent aspects of metamorphosis in *Ambystoma* and *Rana sylvatica*. *Ecology*, **58**: 206-209.

Corresponding editors: Pierre JOLY & Günter GOLLMANN.

Progrès récents dans la connaissance des Nyctothères (Protozoaires, Ciliés Hétérotriches) associés aux Anoures

Félix-Marie AFFA'A & Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, B. P. 812, Yaoundé, Cameroun

Nyctotherans (Ciliata, Clevelandellida) associated with anuran amphibians live only in the posterior part of the digestive tract. Their relationship with these amphibians have been extensively studied in Cameroon. Forty-five nyctotheran species were found in forty-one anuran species (both at the larval and the adult stages). Depending on the species, nyctotherans can be specific to tadpoles, or present throughout their host's life-cycle, or live only in the adult from the metamorphosis. In all these cases, infection is by cysts ingestion at the larval stage. There is no infection at the egg stage nor after metamorphosis (anurans with direct development have no nyctotherans), at least in the Cameroonian fauna. About half of the Cameroonian known species of nyctotherans live only in one anuran species, whereas about 40 % are eclectic. In some cases, a correlation has been found between the physiological state of the anuran host and cyst production, conjugation and vegetative multiplication of nyctotherans. The presence of the latter has no conspicuous effect on the host. Nyctotherans are neither parasites nor symbionts, but endocommensals.

INTRODUCTION

Parmi les Protozoaires qui peuplent le tractus digestif des Amphibiens Anoures, les Opalines et les Nyctothères occupent une place prédominante, tant par leur fréquence que par les effectifs souvent élevés de leurs populations. Pourtant, seules les Opalines jouissent d'une certaine notoriété, grâce à plusieurs travaux de METCALF (surtout celui de 1909 sur *Opalina ranarum*) qui furent repris par la plupart des manuels de zoologie. La connaissance des Nyctothères, en revanche, est restée plus confidentielle et n'a guère diffusé en dehors de la communauté des protozoologistes.

Jusqu'aux années 1960 ces Ciliés n'ont fait l'objet que de publications dispersées, parmi lesquelles on doit retenir, en raison de leur intérêt biologique, celles de HEGNER (1923), WICHTERMAN (1937) et Mc ARTHUR (1955). La connaissance systématique du groupe a ensuite progressé notablement grâce aux recherches d'ALBARET (1968a-b, 1970,

1972, 1973, 1975), relayées par celles d'AFFA'A (1978, 1979a-b, 1980, 1983, 1986a, 1987, 1988a, 1990), qui a étendu ses investigations à la biologie des Nyctothères inféodés aux Anoures du Cameroun (1986b-c, 1988b).

Il nous a semblé que, dans la mesure où les Anoures sont impliqués dans un type de relation assez original avec d'autres organismes, une mise au point sur les Nyctothères serait de nature à intéresser les batrachologues. Nous y ferons surtout état des recherches menées au Cameroun car ce territoire, grâce à la richesse de sa batrachofaune, offre des conditions particulièrement favorables à l'étude des Nyctothères¹.

REMARQUE

Comme nous l'avons déjà signalé (AMIET & AFFA'A, 1985), le parasitologue qui étudie les cycles de parasites ou d'endocommensaux inféodés aux Anoures est confronté à une lacune du vocabulaire batrachologique. En effet, il n'y a pas de terme général pour désigner un individu qui a terminé sa métamorphose, quel que soit le laps de temps qui s'est écoulé depuis celle-ci. Le terme d'"imago", que nous avons proposé (AMIET & AFFA'A, 1985) doit être proscrit car ROSTAND (1955) puis DUBOIS (1978) en ont restreint l'application au jeune individu qui vient de se métamorphoser (c'est dans ce sens qu'il sera utilisé ici). De même, le terme "adulte" ne concerne que l'individu qui a acquis la possibilité de se reproduire.

Dans ce qui suit, nous emploierons le terme "*pneumonte*", néologisme faisant allusion à la respiration pulmonaire, pour désigner tout individu, quel que soit son âge, ayant terminé sa métamorphose.

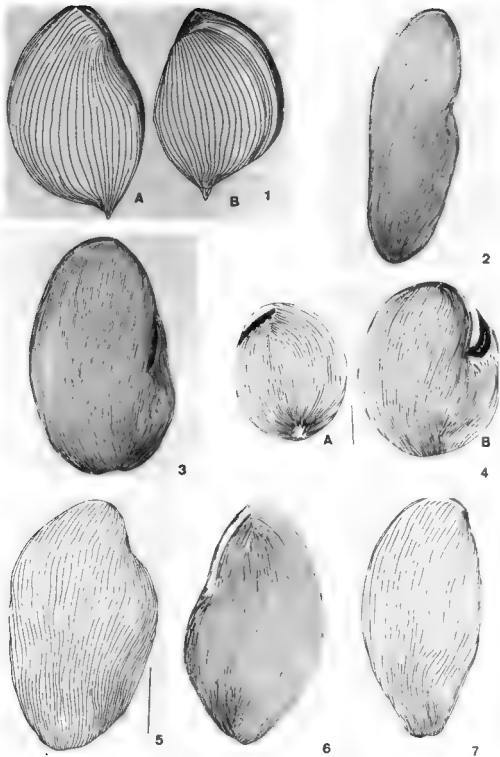
APERÇU SUR L'ORGANISATION ET LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES NYCTOTHÈRES

En principe, le terme "Nyctothères" devrait s'appliquer au seul genre *Nyctotherus*, créé en 1849 par LEIDY pour une espèce qu'il décrivait sous le nom de *Nyctotherus velox*. Dans cette mise au point, nous l'utiliserons dans un sens plus large, pour désigner tous les Ciliés Hétérotriches de l'ordre des Clevelandellida, car ceux-ci présentent de nombreux points communs avec *Nyctotherus*.

Tous les Nyctothères sont des endocommensaux (terme sur lequel nous reviendrons) mais ne sont pas nécessairement inféodés aux Amphibiens Anoures, certains genres, tel *Nyctotherus*, ayant été signalés chez d'autres vertébrés ou dans divers groupes d'invertébrés.

Les Nyctothères sont de "grands" Protozoaires: leur taille varie de $57 \times 48 \mu\text{m}$ (*Nyctotheroides ovalis*) à $905 \times 699 \mu\text{m}$ (*Albaretia maxima*). Leur forme, à peu près constante chez une même espèce, montre une grande diversité (voir figs. 1 à 7) mais est toujours plus ou moins comprimée, les modalités de l'aplatissement variant suivant les genres.

1. Les noms des auteurs des espèces n'ont été mentionnés ni dans le texte ni dans les légendes des figures. On les trouvera à la fin de l'article, sous la rubrique "Liste des espèces citées".



Figs 1 à 7 Morphologie de différentes espèces de Nyctothères. Seules ont été figurées les cinéties, sous forme de lignes plus ou moins continues, ces cinéties sont en réalité formées par des paires alignées de cinétosomes, dont un est muni d'un cil vibratile. Sur les figs. 3 et 4 sont aussi visibles, en plus foncé, les éléments de la ciliature buccale 1 *Neonyctotherus dragescoi* (A: face droite, B: face gauche), 2. *Nyctotheroides fusiformis* (face droite); 3: *Nyctotheroides boulardi* (face droite), 4: *Nyctotheroides ptychadenae* (A: face gauche, B face droite); 5 *Nyctotheroides paulistanus* (face droite), 6: *Nyctotheroides bopeleti* (face gauche), 7: *Nyctotheroides cryptothylassi* (face droite). Figures extraites de AFFA'A (1987).

Certains d'entre eux ont différencié une "ventouse", souvent renforcée par des formations fibrillaires ou des éléments squelettiques de nature polysaccharidique. La forme et l'agencement de ces derniers constituent de bons critères taxinomiques.

Tout le corps cellulaire des Nyctothères est revêtu de cils locomoteurs disposés en lignes plus ou moins méridiennes, les cinéties (fig. 8). Certaines cinéties s'interrompent avant d'atteindre l'un ou l'autre pôle de la cellule et s'affrontent alors régulièrement par leurs extrémités. Une telle disposition constitue un "système sécant" (fig. 11). La situation, l'orientation, la longueur et le nombre des systèmes sécants fournissent de bons critères de distinction des genres.

La ciliature des Nyctothères témoigne de leur appartenance au phylum des Ciliophora (ou embranchement des Ciliés). Il en est de même pour leur appareil nucléaire, sans équivalent chez les autres Protozoaires. Cet appareil est constitué de deux noyaux: un macronoyau, végétatif, et un micronoyau, reproducteur (fig. 9). La position du micronoyau, près de la face postérieure ou antérieure du macronoyau, est caractéristique de certains groupes de Nyctothères.

Les Nyctothères possèdent une cavité buccale bien définie qui contient une ciliature particulière, différente de celle du corps (fig. 10). L'organisation de cette ciliature buccale est trop complexe pour être abordée ici. On retiendra seulement que ce sont ses caractéristiques qui permettent de placer les Nyctothères dans le sous-embranchement des Polyhymenophora Jankowski, 1967, la classe des Hétérotriches Stein, 1859 et l'ordre des Clevelandellida Puytorac & Grain, 1976 (pour plus de précisions sur la taxinomie des Ciliés on pourra se reporter à PUYTORAC et al., 1987, dont nous suivons ici la classification, ainsi qu'à CORLISS, 1979 et MARGULIS et al., 1989).

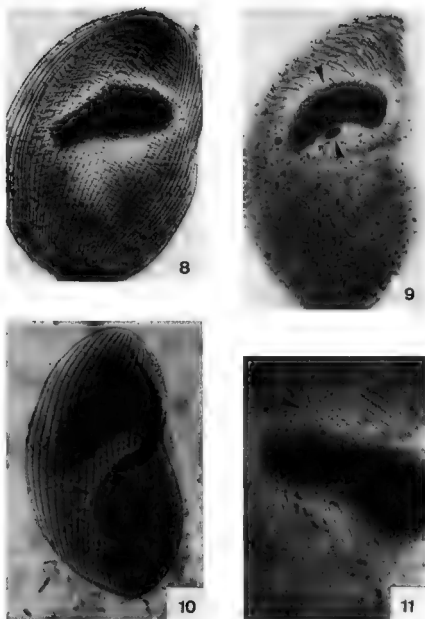
Actuellement, les Nyctothères sont répartis en 5 familles et 19 genres. Les genres associés aux Anoures se rencontrent dans 3 familles: Nyctotheridae (comprenant aussi des genres inféodés à des invertébrés ou à des poissons), Sicuophoridae (avec un genre chez les reptiles) et Neonyctotheridae

Au Cameroun, 45 espèces de Nyctothères ont pu être identifiées parmi la faune endocommensale de 89 espèces d'Anoures (pour les techniques d'étude des espèces et les critères utilisés pour les distinguer, voir AFFA'A, 1979a-b, 1980, 1988a). Ce chiffre, déjà considérable, est sûrement très inférieur à la réalité car une centaine d'espèces d'Anoures n'ont pas encore été examinées (la batrachofaune camerounaise est estimée à 190-200 espèces: AMIET, 1989) et celles qui ont été disséquées ne l'ont parfois été qu'en petit nombre d'exemplaires.

Quelques espèces de Nyctothères camerounais se placent dans une demi-douzaine de genres pauci- ou monospécifiques, mais l'essentiel de la faune nyctothérienne est fourni par le genre *Nyctotheroides*, à distribution cosmopolite.

NATURE DE LA RELATION DES NYCTOTHÈRES AVEC LEURS HÔTES

Chez les Anoures, les Nyctothères se localisent strictement dans le rectum chez les pneumontes ou dans la partie renflée du tortillon intestinal chez les têtards. Plusieurs



Figs. 8 à 11. Quelques aspects de l'organisation des Nyctothères. 8. face droite de *Nyctotheroides ptychadenae*; les lignes longitudinales sont des cinéties, les fines stries transversales visibles au centre de la photo correspondent aux fibres cinétodesmales et la masse sombre est le macronoyau. 9. face droite de *Nyctotheroides purpureus*; on distingue bien, ici, le micronoyau situé en arrière du macronoyau (flèches). 10. face droite de *Nyctotheroides heterostomus*; remarquer l'infundibulum (flèche), partie de l'appareil buccal qui, chez cette espèce, est souvent très incurvée; la bande sombre qui en souligne le contour est constituée par une ciliation spécialisée. 11: *Nyctotheroides cordiformis*; système sécant apical gauche (flèche); un système sécant est constitué par l'affrontement de cinéties orientées différemment. Figs. 8, 9 et 10 : $\times 500$ env.; fig. 11 : $\times 1000$ env. Figures extraites de AFFA'A (1987)

espèces (auxquelles s'ajoutent des Opalines et des Flagellés de petite taille) coexistent souvent dans un même hôte, ces peuplements plurispécifiques atteignant dans certains cas plusieurs centaines d'individus.

En milieu aquatique, où ils peuvent être rejetés naturellement avec les fèces, les Nyctothères ne survivent que quelques heures sous forme de trophozoïtes (individus végétatifs). Seuls les kystes peuvent subsister longtemps dans l'eau.

Le régime alimentaire des Nyctothères est encore mal connu mais doit être constitué surtout de débris cellulaires issus de l'hôte lui-même ou des aliments qu'il a absorbés. L'ingestion d'autres unicellulaires (Opalines, Nyctothères), ou même de Nématodes par certaines grandes espèces, a été observée (AFFA'A, 1990). Même lorsqu'ils sont en grand nombre et comprennent des espèces munies de "ventouse", les Nyctothères ne paraissent causer aucun dommage à leur hôte.

Certains Anoures, que ce soit à l'état larvaire ou post-larvaire, peuvent être dépourvus de tout Nyctothère. Ceci s'observe aussi bien à l'échelle de l'individu qu'à l'échelle de la population (et même de l'espèce: les adultes d'*Astylosternus batesi* n'hébergent jamais de Nyctothères).

Il résulte des observations précédentes que les Nyctothères ne sont ni des parasites ni des symbiotes, mais que leur relation avec les Anoures relève du commensalisme. En raison de leur localisation à l'intérieur de leur hôte, qui leur offre ainsi "le gîte et le couvert", ils doivent être qualifiés d'*endocommensaux*.

RAPPORT ENTRE LE PEUPLEMENT NYCTOTHÉRIEN ET LE STADE DE DÉVELOPPEMENT DE L'HÔTE

Pour le parasitologue, l'Amphibien Anoure à cycle "normal" offre un modèle d'hôte particulièrement intéressant en raison du changement de vie radical qui se produit lors de la métamorphose: comment l'endofaune d'un organisme aquatique à régime plutôt végétarien réagira-t-elle lorsque son hôte passera à un mode de vie terrestre et à un régime carnivore?

En réponse à cette situation, les Nyctothères d'Anoures ont développé deux stratégies différentes (fig. 12): (1) certaines espèces (qu'on pourrait qualifier d'"euryphasiques") passent du têtard au pneumonte et s'adaptent donc au changement de milieu interne consécutif au changement de mode de vie; (2) d'autres espèces ("sténophasiques") vivent seulement chez le têtard, ou chez le pneumonte, cela se traduit, pour l'espèce-hôte, par une modification de sa faune nyctothérienne lors de la métamorphose.

La première possibilité avait été signalée par HEGNER dès 1923. Plus tard, WICHTERMAN (1936) a montré que, dans le cas précis de "*Nyctotherus cordiformis*", l'espèce se rencontrait aussi bien chez l'adulte que chez le têtard². Dans la faune camerounaise, nos investigations ont montré que 9 espèces sur les 45 identifiées, soit 20 %, se trouvent indifféremment dans les deux stades.

2. Les progrès effectués depuis dans la systématique des Nyctothères ont montré que le nom *cordiformis* a été appliqué à plusieurs Nyctothères différents. Il ne s'agit donc peut-être pas d'une espèce réellement "euryphasique" (AFFA'A, 1991).

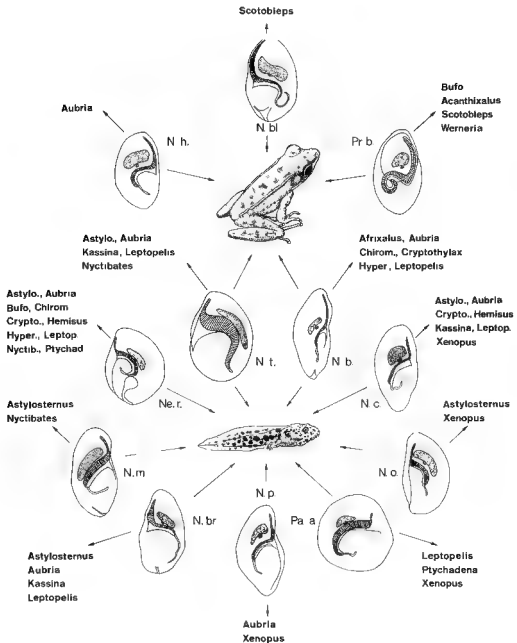


Fig. 12. — Le peuplement nyctothérien du têtard et de l'adulte de *Hylarana albolabris*. Pour chaque espèce de Nyctothère ont été mentionnés, en dérivation, les noms des autres genres d'Anoures où ils ont été rencontrés. *Ne. r.* *Neonyctotherus reticulatus*, *N. b.* *Nyctotheroides bopeleti*; *N. bl.* *Nyctotheroides bouldardi*; *N. br.* *Nyctotheroides brachystomus*, *N. c.* *Nyctotheroides cryptothylax*; *N. h.* *Nyctotheroides heterostomus*, *N. m.* *Nyctotheroides modestus*; *N. o.* *Nyctotheroides ostreiformis*, *N. p.* *Nyctotheroides purpureus*, *N. t.* *Nyctotheroides teochili*, *Pa a.* *Parasciophora aberrans*; *Pr. b.* *Prosciaphora basoglii*

L'existence de Protozoaires endozoïques propres aux têtards avait aussi été reconnue par HEGNER (1923) mais c'est en 1955, dans une étude sur les Protozoaires intestinaux de *Rana pipiens*, que MC ARTHUR a clairement mis en évidence une corrélation entre le stade de développement de l'hôte et sa faune de Protozoaires. Il distingue ainsi des espèces: (1) présentes chez le têtard et persistant jusque chez l'adulte (cas évoqué ci-dessus); (2) présentes uniquement chez le têtard; (3) présentes chez le têtard, disparaissant à la métamorphose et réapparaissant ensuite chez l'adulte.

Chez les Anoures camerounais, les Nyctothères propres aux têtards représentent le contingent le plus important, avec 22 espèces, soit 49 % du total des espèces actuellement répertoriées.

Il est curieux de constater que nos prédécesseurs, peut-être parce qu'ils avaient affaire à des batrachofaunes peu diversifiées, ont méconnu l'existence de Nyctothères inféodés uniquement aux pneumontes. Pourtant, au Cameroun, 14 au moins, soit 31 % des espèces inventoriées, sont dans ce cas.

En revanche, nous n'avons pas pu mettre en évidence, aussi bien chez les Anoures du Cameroun que chez ceux du Canada, de Nyctothères correspondant à la troisième catégorie de MC ARTHUR, c'est-à-dire subissant une éclipse pendant la métamorphose et réapparaissant chez le pneumonte. Ce que nous savons actuellement des modalités d'infestation des pneumontes, point important sur lequel nous reviendrons plus loin, nous fait douter de la réalité de ce type de cycle chez les Nyctothères.

Dans le peuplement nyctothérien d'une même espèce d'Anoure, les trois catégories de Nyctothères peuvent être représentées. C'est ce que nous avons démontré par une étude détaillée de la faune endocommensale des deux crapauds communs d'Afrique, *Bufo maculatus* et *Bufo regularis* (AFFA'A & AMIET, 1985). Chez ces crapauds, *Nyctotheroides ptychadenae* a été relevé à tous les stades de développement, *Neonyctotherus reticulatus* a été trouvé chez les têtards, les individus en métamorphose et même les imagos, mais jamais chez les adultes, tandis que *Prosciuophora basoglui* et *Sciuophora bufonicola* sont présents seulement chez les individus en métamorphose et les pneumontes.

Le déterminisme de la disparition de certaines espèces de Nyctothères lors de la métamorphose, et leur remplacement éventuel par d'autres³, reste à élucider. Le changement de régime alimentaire, qui avait été invoqué par HEGNER (1923), ne semble pas déterminant puisque, dans certains cas, les Nyctothères des têtards peuvent se maintenir quelque temps chez l'imago, alors que, inversement, des espèces propres au pneumonte apparaissent avant l'achèvement de la métamorphose (ces deux éventualités sont illustrées par les Nyctothères de *Bufo regularis* et *B. maculatus* mentionnés ci-dessus) Il est plus probable que les facteurs hormonaux intervenant dans la métamorphose de l'hôte se répercutent aussi sur son peuplement nyctothérien, mais cela reste à démontrer expérimentalement.

³ Soulignons qu'une espèce n'en relaie pas nécessairement une autre chez un même hôte, les espèces de Nyctothères propres au pneumonte sont en général moins nombreuses que les espèces propres au têtard *Astylosternus batesi* présente même la particularité de ne posséder aucun Nyctothère à l'état adulte, alors que le têtard peut en héberger 8 espèces différentes.

LES DIFFÉRENTS DEGRÉS DE SPÉCIFICITÉ
DANS L'ENDOCOMMENSALISME DES NYCTOTHÈRES

La relation entre un organisme parasite et son hôte est souvent marquée par sa spécificité, le parasite n'existant que chez une seule espèce-hôte ou chez quelques espèces affines. Il en est de même pour les associations de type symbiotique. Les Nyctothères étant simplement endocommensaux, on pourrait supposer que leurs relations avec leurs hôtes soient plus lâches, et qu'une espèce donnée de Nyctothère puisse de ce fait se rencontrer indifféremment chez diverses espèces d'Anoures.

L'analyse de la répartition et de la prévalence de 45 espèces de Nyctothères a été effectuée chez 41 espèces d'Anoures camerounais: elle réfute l'hypothèse précédente (AFFA' A & AMIET, 1990).

En effet, 20 espèces de Nyctothères (près de 49 % du total des espèces considérées) se sont révélées chacune strictement inféodées à une seule espèce-hôte.

Dans la plupart des cas, ces Nyctothères "spécialistes" s'observent chez des espèces d'Anoures qui se distinguent sur le plan systématique et/ou écologique. Par exemple, le record de Nyctothères "endémiques" est détenu par la rainette *Acanthixalus spinosus*, qui en héberge 8 espèces (plus quelques généralistes...). Or cette rainette appartient à un genre très isolé chez les Hyperoliinae et présente la particularité de se développer dans l'eau noire remplissant les grandes cavités d'arbres (PERRET, 1966).

Le batrachologue ne sera pas étonné non plus en apprenant que des Nyctothères à spécificité stricte ont été trouvés dans les genres *Leptodactylodon* (qui occupe une place à part chez les Astylosterninae: AMIET, 1980), *Cryptothylax* (lui aussi isolé parmi les Hyperoliinae) et *Chromantis* (seul représentant africain de la famille des Rhacophoridae). De même, les Pipidae, remarquables par leur mode de vie entièrement aquatique, abritent des Nyctothères spécifiques: trois espèces chez *Xenopus fraseri*.

A l'opposé, 16 autres espèces de Nyctothères (39 % du total) ont été trouvées chez des espèces-hôtes appartenant à plusieurs genres sans affinités systématiques particulières. L'éclectisme de ces Nyctothères, illustré par la figure 12, ressort clairement du Tableau I, qui montre en outre que les espèces propres aux têtards peuvent avoir des hôtes encore plus diversifiés que les espèces propres aux pneumontes: jusqu'à 10 genres appartenant à 5 familles différentes pour *Neonyctotherus reticulatus*!

Cependant, il n'y a pas d'espèces de Nyctothères totalement généralistes. C'est ainsi que *Nyctotheroides bopeleti* et *N. teochi*, qui ont été trouvés chez les têtards et pneumontes de nombreuses espèces, manquent chez les représentants des genres *Bufo* et *Ptychadena*. De même, *Prosciuophora basoglui* a été observé chez des hôtes aussi différents que des *Bufo*, *Hylarana*⁴, *Scotobleps* et *Acanthixalus*, mais jamais chez les *Ptychadena*, *Leptopelis*, *Afraxalus* ou *Hyperolius*. Ce phénomène est d'autant plus remarquable que des espèces-hôtes potentielles peuvent coexister, au moins à l'état larvaire, avec des espèces hébergeant des Nyctothères généralistes.

4. Par commodité, nous conservons ici le genre *Hylarana*, bien que les espèces africaines qui y sont habituellement placées doivent être considérées, selon DUBOIS (1992), comme des *Rana* (sous-genre *Aminrana*).

Tableau I - Familles-hôtes et nombre de genres-hôtes chez les espèces généralistes de Nyctothères d'Anoures camerounais Abréviations des noms de familles (classification de DUBOIS, 1984): A, Arthroleptidae; B, Bufonidae; He, Hemisotidae; Hy, Hyperoliidae; P, Pipidae; Ra, Ranidae, Rh, Rhacophoridae (d'après AFFA'A & AMIET, 1990, modifié).

Nom du Cilié	Familles-hôtes	Nombre de genres-hôtes
Espèces présentes seulement avant la métamorphose		
<i>Neonyctotherus reticulatus</i>	P, B, Ra, A, Hy	9
<i>Nyctotheroides modestus</i>	P, Ra, A, Hy	5
<i>Nyctotheroides brachystomus</i>	Ra, A, Hy	5
<i>Nyctotheroides ostreiformis</i>	H, P, Ra, A	3
<i>Nyctotheroides judesi</i>	Ra, Hy, He	3
<i>Nyctotheroides cryptothylaxi</i>	Ra, Hy, He	3
<i>Nyctotheroides purpureus</i>	P, Ra	3
<i>Nyctotheroides rotundatus</i>	B, Ra	2
Espèces présentes seulement à partir de la métamorphose		
<i>Prosicuophora basoglui</i>	B, Ra, A, Hy	4
<i>Nyctotheroides ptychadenae</i>	B, Ra	3
<i>Sicuophora heimi</i>	B, Ra	3
<i>Sicuophora magna</i>	B, Ra	2
<i>Sicuophora bufonicola</i>	B, Ra	2
Espèces présentes à tous les stades de développement		
<i>Nyctotheroides bopeleti</i>	Ra, Rh, Hy	7
<i>Nyctotheroides teochui</i>	Ra, A, Hy	6
<i>Parasicuophora nucleocavata</i>	B, Ra	2

Entre ces deux extrêmes se situe un contingent assez restreint (une demi-douzaine d'espèces) de Nyctothères susceptibles de se rencontrer chez des espèces appartenant au même genre, ou à la rigueur à des genres systématiquement affines.

On retrouve donc, chez ces endocommensaux, les trois grandes catégories reconnues pour les parasites vrais par EUZET & COMBES (1980): les oioxènes, propres à une seule espèce-hôte (spécificité stricte), les sténoxènes, parasitant des hôtes directement apparentés (spécificité étroite) et les euryxènes, susceptibles de se rencontrer chez de nombreux hôtes sans affinités systématiques (spécificité relative ou large). Même si les généralistes sont relativement plus nombreux chez les Nyctothères que dans beaucoup de groupes de parasites vrais (où l'oioxénie ou la sténoxénie peuvent être la règle), il est remarquable que des endocommensaux aient développé la même gamme d'"associations" avec leurs hôtes que les parasites.

Nous ignorons tout des facteurs qui font qu'une espèce d'Anouère constitue un "biotope" favorable pour tel Nyctothère et pas pour tel autre, fût-il généraliste. De même, nous ne savons pas pourquoi et comment des espèces de Nyctothères, parfois affines, ont pu devenir les unes généralistes et les autres spécialistes.

COMMENT LES NYCTOTHÈRES INFESTENT-ILS LEURS HÔTES?

Chez les Amphibiens, l'espèce-hôte représente pour le parasite ou l'endocommensal deux cibles distinctes en fonction de son stade de développement. Malgré cette particularité, le problème de l'infestation des Anouères par les Nyctothères n'a guère retenu l'attention des protozoologistes jusqu'à une époque récente.

Dès 1936, WICHTERMAN avait cependant imputé la contamination des têtards à l'ingestion de kystes émis par les adultes. METCALF (1909) avait auparavant trouvé le même mode d'infestation chez *Opalina ranarum*. Cela conduisit, semble-t-il, à admettre l'existence d'un processus identique chez tous les Protozoaires du tractus digestif des Anouères.

La batrachofaune camerounaise offre un choix de comportements reproducteurs et de cycles de développement (voir à ce sujet AMIET, 1989) dont la diversité se prête bien à la vérification de cette hypothèse.

Remarquons tout d'abord qu'il y a au Cameroun plusieurs espèces d'Anouères à développement direct⁵ auxquelles le modèle proposé par WICHTERMAN et par METCALF ne peut s'appliquer, puisque tout leur cycle vital de déroule hors de l'eau. L'examen de la faune intestinale d'une cinquantaine d'*Arthroleptis* (appartenant à 5 espèces différentes et provenant de localités et de biotopes variés) et d'une vingtaine de *Leptopelis brevirostris* nous a permis de constater que ces espèces sont toujours dépourvues de Nyctothères. Un échantillon de même importance dans tout autre ensemble plurispécifique d'Anouères à développement normal donne un taux d'infestation variable mais jamais nul.

Cette constatation est riche d'enseignement car elle signifie que, au moins chez les espèces à développement direct, il n'y a contamination ni à l'état de pneumonte ni à l'état d'aéf. Qu'en est-il chez les espèces à développement normal?

5. Une douzaine d'espèces d'*Arthroleptis* (*Schoutedenella* comprises) et, très probablement, *Leptopelis brevirostris* (AMIET, 1989)

L'INFESTATION AU STADE ŒUF

A priori, deux modes de contamination différents peuvent être envisagés: (1) lors du passage des ovules dans le cloaque de la femelle; (2) après l'oviposition, soit par kystes se déposant sur les pontes, soit par passage actif de Protozoaires à travers la gangue des œufs (les Nyctothères peuvent vivre quelques heures dans l'eau).

La première hypothèse peut être écartée, car tous les élevages que nous avons faits en laboratoire, soit à partir de pontes immergées obtenues en captivité (*Ptychadena*, *Hylarana*), soit à partir de pontes suspendues récoltées dans la nature (*Hyperolius*, *Africalus*, *Chiromantis*), ont donné des têtards et des imagos dépourvus de Nyctothères et même, plus généralement, de tout Protozoaire (AMIET & AFFA'A, 1985). Il s'agissait pourtant d'espèces dont les têtards sont fréquemment infestés dans la nature (98 % des individus chez *Hylarana*, par exemple)

La contamination des œufs après la ponte, en milieu naturel, est difficile à vérifier, mais le cas des espèces à ponte émergée montre que ce processus, à supposer qu'il existe, n'est pas général. En effet, dans la batrachofaune forestière camerounaise, de nombreuses espèces d'Anoures (plus de 50 % des 88 espèces de la région de Yaoundé, par exemple: AMIET, 1989) pondent leurs œufs à côté ou au-dessus de l'eau, ce qui empêche toute contamination d'origine externe à l'état d'œuf. Dans la nature, les têtards de ces espèces sont pourtant, comme ceux des espèces à ponte aquatique, fortement infestés de Nyctothères.

Ces observations, jointes à celles qui ont été rapportées plus haut pour les espèces à développement direct, permettent d'affirmer qu'il n'y a jamais de contamination des œufs dans le cloaque et que, en milieu naturel, l'infestation après oviposition est très improbable, et de toute façon limitée aux espèces à ponte aquatique.

L'INFESTATION AU STADE LARVAIRE

Lors de la recherche des Nyctothères dans les têtards, il n'a pas toujours été possible d'identifier ces derniers spécifiquement, mais les espèces ont pu être séparées et dans tous les cas l'identification générique a été faite. Toutes les espèces (41, appartenant à 19 genres) se sont révélées susceptibles d'abriter des Nyctothères dans leur tube digestif, avec une prévalence souvent élevée (jusqu'à 98 % des individus infestés dans certaines populations). L'existence de Nyctothères chez les têtards apparaît comme un phénomène très général, bien qu'elle soit restée longtemps méconnue.

Il est facile de démontrer que la contamination se fait par voie trophique. Comme on l'a vu plus haut, les têtards issus de pontes récoltées dans la nature ou obtenues au laboratoire sont dépourvus de Nyctothères, mais si on les nourrit de plantes aquatiques recueillies dans la nature ou si on les élève en compagnie de têtards "sauvages", on constate en les disséquant quelques jours plus tard qu'au moins certains d'entre eux sont infestés (AMIET & AFFA'A, 1985).

Des essais d'infestation par les Nyctothères actifs se sont révélés infructueux: ils pénètrent par la bouche pour ressortir aussitôt par le spiracle. Le seul mode de

contamination possible reste donc l'absorption de kystes émis soit par d'autres têtards, soit par des adultes (dans la mesure où ceux-ci se reproduisent dans l'eau ce qui, rappelons-le, n'est pas toujours le cas).

Un aspect inattendu de la biologie des Nyctothères d'Anoues camerounais est que les espèces propres aux pneumontes pénètrent chez leur hôte lorsqu'il est encore à l'état larvaire. C'est ainsi que chez *Bufo regularis* et *B. maculatus* on voit deux espèces propres aux pneumontes, *Prosciuophora basoglui* et *Sicuophora bufoncola*, apparaître chez les individus en métamorphose, qui n'ont pas encore pu se nourrir en milieu aérien; il est probable que les kystes de ces espèces ingérés par les têtards avant la métamorphose trouvent alors des conditions propices à leur développement.

Bien qu'elle n'ait pas été étudiée chez d'autres Anoues, cette mise en place des Nyctothères spécifiques des pneumontes avant la métamorphose est probablement un processus général, corroboré par l'absence d'infestation chez les espèces à développement direct ou semi-direct⁶. Le têtard apparaît ainsi comme la cible privilégiée, voire unique, des Nyctothères.

On remarquera enfin, en relation avec ce qui précède, que les kystes des Nyctothères d'Anoues constituent un cas particulier puisqu'ils ne paraissent capables de survivre qu'en milieu aquatique, et non aérien comme c'est généralement le cas chez les autres Ciliés. Ce ne sont donc pas des formes de résistance, mais plutôt des formes de transmission. Rappelons toutefois que cette particularité de la stratégie de dissémination-transmission des Nyctothères, assez imprévue, ressort de l'étude menée sur la batrachofaune camerounaise, surtout en milieu forestier; il n'est pas sûr qu'elle s'étende à toutes les espèces de Nyctothères.

INFLUENCE DE L'ANOURE-HÔTE SUR L'ENKYSTEMENT, LA CONJUGAISON ET LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DES NYCTOTHÈRES

La composition du peuplement nyctothérien d'un Anoure dépend, comme on l'a vu, de l'espèce de l'hôte ainsi que du stade de développement de ce dernier. Diverses observations et expériences tendent à montrer que l'influence de l'Anoure-hôte s'étend aussi à plusieurs phénomènes biologiques importants, tels que l'enkystement, la conjugaison et la multiplication végétative.

L'ENKYSTEMENT

La production de kystes est, dans le cycle biologique des Nyctothères, une condition sine qua non de l'infestation de nouveaux individus-hôtes. Des kystes de Nyctothères ont pu être trouvés chez de nombreux Anoues camerounais, mais nous ne disposons pas de données quantitatives précises sur leur abondance en fonction du stade de développement

6. Nous faisons allusion ici à *Phrynodon sandersoni*, dont le têtard est libre mais vit uniquement sur ses réserves vitellines après leur métamorphose, les individus de cette espèce restent dépourvus de Protozoaires endozoïques (AMIET, 1981; AMIET & AFFA'A, 1985).

de l'hôte. On peut cependant noter que, chez les têtards, des kystes sont produits à tout âge, mais en quantité relativement faible, alors que chez les adultes ils peuvent se former en masse quand l'hôte est en période d'activité sexuelle. C'est du moins ce qui a été observé chez les deux crapauds communs, *Bufo regularis* et *B. maculatus*, où l'enkystement de *Proscicuophora basoglui* et *Nyctotheroides ptychadenae* peut d'ailleurs être provoqué par l'injection de gonadotrophine (AFFA'A, 1986b).

Ce constat ne saurait cependant être généralisé. En effet, d'importantes et brèves concentrations d'individus reproducteurs des deux sexes s'observent surtout chez les Anoures des milieux ouverts (voir AMIET, 1989, pour les stratégies de reproduction des espèces camerounaises). C'est dans cette éventualité, à laquelle correspond le cas des deux *Bufo* anthropophiles, qu'une production massive de kystes peut être efficace. Il n'en va probablement pas de même pour les Nyctothères d'Anoures sylvicoles car, chez ces derniers, les mâles séjournent longtemps (plusieurs semaines) sur les sites de reproduction, où les femelles viennent les rejoindre en ordre dispersé. Une interdépendance éventuelle entre les cycles reproducteurs des hôtes et la production de kystes par les Nyctothères mérite donc d'être vérifiée pour l'ensemble des systèmes Anoures-endocommensaux.

LA CONJUGAISON

On sait que la conjugaison est un phénomène sexuel propre aux Ciliés, au cours duquel deux individus, ou conjugants, s'accolent l'un à l'autre et échangent une partie de leur matériel nucléaire, provenant du micronoyau.

D'après WICHTERMAN (1936), la conjugaison n'a lieu qu'au moment où le têtard entreprend sa métamorphose. Elle serait due aux changements drastiques qui se produisent dans l'intestin au cours de la transformation du têtard.

Cette opinion n'est pas corroborée par les observations faites sur les Nyctothères inféodés aux Anoures camerounais. En effet:

(1) des couples de conjugants, ou des post-conjugants, ont été trouvés chez toutes les espèces propres aux têtards, non seulement pendant la métamorphose, mais aussi bien avant, alors que les têtards sont encore dépourvus de pattes postérieures;

(2) des conjugaisons ont été observées aussi chez *Proscicuophora basoglui*, Nyctothère propre aux pneumontes. Des post-conjugants ont de même été trouvés chez *Nyctotheroides fusiformis*, inféodé aux pneumontes de *Cryptothylax greshoffii*.

Chez les têtards, la conjugaison est peut-être sous la dépendance, directe ou indirecte, des hormones de croissance de l'hôte, mais cette hypothèse devra être vérifiée expérimentalement. En revanche, chez *P. basoglui*, on a pu montrer (AFFA'A, 1986b, 1987) que la conjugaison est induite par injection de gonadotrophine aux hôtes, en l'occurrence *Bufo regularis* et *B. maculatus*, même si ceux-ci sont immatures.

Il est néanmoins assez troublant que des conjugaisons n'aient jamais été observées chez les autres Nyctothères inféodés aux pneumontes, alors que leurs hôtes ont été la plupart du temps capturés en pleine phase de reproduction. Autre fait curieux, des conjugants ont été aussi trouvés, chez *P. basoglui*, dans des crapauds morts subissant un début de décomposition.

Il est donc possible que la conjugaison des Nyctothères soit induite par des causes diverses, correspondant surtout à des modifications des équilibres internes de l'hôte, et dont la mise en évidence offre encore un large champ d'investigation.

LA MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Chez les Nyctothères, contrairement à ce qui a lieu chez d'autres Ciliés, la conjugaison ne s'accompagne pas d'un accroissement du nombre des cellules. Le phénomène se limite à un échange de matériel génétique entre les conjugants et n'a donc pas de répercussion sur le développement des populations de Nyctothères à partir des kystes ingérés par les têtards. La multiplication de l'endocommensal dépendra uniquement de la division cellulaire, mode de reproduction végétative au demeurant très répandu chez les Ciliés.

L'impossibilité, pour le moment, de "cultiver" des Nyctothères ne permet pas de connaître la fréquence de leurs divisions, et donc le rythme d'accroissement théorique de leurs populations. Des comptages de Nyctothères effectués à différents stades de développement de *Bufo regularis* et *B. maculatus* ont cependant montré que les populations de certaines espèces croissent plus rapidement pendant la phase de métamorphose (voir à ce sujet AFFA'A & AMIET, 1985). Cette observation permet de supposer que, au moins dans certains cas, le rythme de division des Nyctothères dépend de l'état physiologique de leur hôte.

CONCLUSION

L'organisation des Nyctothères associés aux Anoures ne diffère pas notablement de celle des Nyctothères qui vivent chez des hôtes appartenant à d'autres groupes zoologiques, qu'il s'agisse de vertébrés ou d'invertébrés. De ce fait, il est impossible, au moins actuellement, de tracer une phylogénie de l'ensemble des Nyctothères et d'élucider l'origine de l'association de certains d'entre eux aux Anoures. Tout ce que l'on peut dire, c'est que cette association, à en juger par la grande diversité spécifique et l'abondance des populations de Nyctothères chez les Anoures, a été une réussite évolutive.

Il est probable que les Nyctothères ont primitivement peuplé les têtards. En faveur de cette hypothèse, plusieurs arguments peuvent être proposés: (1) la prévalence plus élevée des Nyctothères chez les têtards que chez les pneumontes; (2) la plus grande diversité des espèces chez les têtards; (3) le mode d'infestation, manifestement adapté à des organismes aquatiques puisque les kystes ne survivent que dans l'eau.

La spécialisation de certaines espèces de Nyctothères aux pneumontes doit être considérée comme un phénomène secondaire. Ces Nyctothères sont d'ailleurs tributaires d'une stratégie d'infestation "conservatrice" puisqu'elle nécessite l'ingestion de kystes avant la métamorphose. Les Anoures à développement semi-direct ou direct sont restés, pour cette raison, des "places vides", non colonisées par les Nyctothères (au moins dans la faune camerounaise, car il est possible qu'ailleurs des Nyctothères soient capables de produire des kystes résistant en milieu aérien).

Des liens spécifiques plus ou moins étroits unissent le Nyctothère à son hôte: ils vont de l'oïxémie à l'euryxénie, mais il n'existe pas de Nyctothères "polyvalents". Cette dépendance à l'égard de l'hôte concerne aussi le stade de celui-ci, puisqu'il n'y a que quelques espèces de Nyctothères qui puissent subsister chez un même hôte depuis le têtard jusqu'au stade adulte. La production de kystes, la conjugaison et la multiplication végétative témoignent aussi de l'influence jouée par le milieu intérieur de l'hôte, quoique les corrélations soient ici plus discrètes (peut-être seulement en apparence, car les recherches expérimentales n'ont pas encore été assez développées dans ce domaine).

La relation entre Nyctothères et Anoures n'est pas, contrairement à ce que l'on observe dans le parasitisme ou la symbiose, fondée sur des interactions: l'Anoure constitue simplement pour le Nyctothère un biotope, dont les caractéristiques se révèlent plus ou moins contraignantes (au niveau de l'espèce et/ou du stade de développement de l'hôte) et auquel le Nyctothère va s'ajuster de façon plus ou moins étroite (corrélations de divers phénomènes biologiques avec les modifications du milieu intérieur de l'hôte). A ce titre, le "système Nyctothère-Anoure" peut être considéré comme un excellent modèle d'endocommensalisme.

LISTE DES ESPÈCES CITÉES

Amphibia Anura: *Acanthixalus spinosus* (Buchholz & Peters, 1875); *Astylosternus batesi* (Boulenger, 1900); *Bufo maculatus* Hallowell, 1855; *Bufo regularis* Reuss, 1833; *Cryptothylax greshoffii* (Schilthuis, 1889), *Hylarana albolabris* (Hallowell, 1856); *Leptopelis brevirostris* (Werner, 1898); *Phrynodon sandersoni* Parker, 1935; *Rana pipiens* Schreber, 1782; *Xenopus fraseri* Boulenger, 1905.

Ciliata Clevelandellida: *Albaretia maxima* Affa'a, 1986; *Neonycotherus reticulatus* Affa'a, 1983, *Nycotheroides bopeleti* Affa'a, 1978; *Nycotheroides boulandi* Albaret, 1975; *Nycotheroides brachystomus* Affa'a, 1988; *Nycotheroides cordiformis* (Ehrenberg, 1838); *Nycotheroides cryptothylaxi* Affa'a, 1980; *Nycotheroides heterostomus* Affa'a, 1980; *Nycotheroides judesi* Affa'a, 1980; *Nycotheroides modestus* Affa'a, 1980; *Nycotheroides ostreiformis* Affa'a, 1988; *Nycotheroides ptychadenae* Albaret, 1972; *Nycotheroides purpureus* Affa'a, 1988; *Nycotheroides rotundatus* Affa'a, 1988, *Nycotheroides teochii* Albaret, 1975; *Nycotherus ovalis* (Leidy, 1850); *Nycotherus velox* Leidy, 1849; *Parasiciophora aberrans* Affa'a, 1986; *Parasiciophora nucleoclavata* Affa'a, 1988; *Prosicuophora basoglu* Puytorac & Oktem, 1967; *Sicuophora bufonicola* Affa'a, 1990; *Sicuophora heimi* Albaret, 1970; *Sicuophora magna* (Bezzemberger, 1904).

Opalinata: *Opalina ranarum* (Purkinje & Valentin, 1835).

RÉSUMÉ

Les Nyctothères (Ciliata, Clevelandellida) associés aux Amphibiens Anoures vivent uniquement dans la partie terminale du tube digestif. Leurs relations avec les Anoures ont été particulièrement étudiées au Cameroun, où 45 espèces de Nyctothères ont été trouvées

chez 41 espèces d'Anoures (à l'état larvaire et adulte). Suivant les espèces, les Nyctothères sont propres aux têtards, ou sont présents durant toute l'existence de leur hôte, ou ne vivent que chez l'adulte après être apparus lors de la métamorphose. Dans tous les cas, l'infestation se fait par kystes ingérés au stade larvaire. Il est démontré qu'il n'y a pas d'infestation au stade œuf ni après la métamorphose (les Anoures à développement direct sont dépourvus de Nyctothères), au moins dans la faune camerounaise. Environ la moitié des espèces de Nyctothères camerounaises connues ne vivent que chez une seule espèce d'Anoures, alors que environ 40 % sont très éclectiques. Au moins dans quelques cas, on a constaté une corrélation entre l'état physiologique de l'Anoure-hôte et la production de kystes, la conjugaison et la multiplication végétative des Nyctothères, alors que la présence de ces derniers n'a aucune répercussion apparente sur l'hôte. Les Nyctothères ne sont donc ni des parasites, ni des symbiotes, mais des endocommensaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFFA'A, F.-M., 1978. — Les *Nyctotheroides* (Ciliés Hétérotriches) endocommensaux du Batracien Anoure *Cryptothylax greshoffi*. *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **25**: 131-140.
- 1979a. — *Nyctosium amieti* n. gen., n.sp., Cilié endocommensal du têtard d'*Acanthixalus spinosus* (Amphibien Anoure). *Protistologica*, **15** (3): 333-336.
- 1979b. — *Pygmotheroides njinei* n. gen. n. sp. et *Nyctotheroides anomalus* n. sp., Ciliés Hétérotriches endocommensaux du Batracien *Leptodactylodon ventrimarmoratus* (Boulenger) (Anura, Astylosterninae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **26**: 101-111.
- 1980. — *Nyctotheroides* nouveaux ou peu connus du Cameroun (première série). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, **27**: 47-67.
- 1983. — *Neonyctotherus*, un genre nouveau de Ciliés Hétérotriches commensal de têtards d'Amphibiens Anoures du Cameroun. *Protistologica*, **19** (2): 141-143.
- 1986a. — Description de nouveaux Sicuophoridae (Ciliés Hétérotriches) endocommensaux d'Anoures camerounais. *Arch. Protistenkd.*, **132**: 201-211.
- 1986b. — Induction par la gonadotrophine de l'enkystement et de la conjugaison chez les Ciliés parasites de crapauds du Cameroun. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **13** (8): 1-4.
- 1986c. — La faune de Protozoaires parasites de *Xenopus fraseri* au Sud-Cameroun. Ses rapports avec l'origine géographique des populations-hôtes. *Protistologica*, **22** (3): 327-330.
- 1987. — Contribution à l'étude taxonomique et biologique des Ciliés Hétérotriches parasites d'Amphibiens Anoures du Sud-Cameroun. Thèse, Fac. Sci. Univ. de Yaoundé: 1-229, pl. 1-27.
- 1988a. — *Nyctotheroides* nouveaux ou peu connus du Cameroun (deuxième série). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, (Biologie-Biochimie), **3** (5): 5-50.
- 1988b. — La faune de Protozoaires parasites d'*Hylarana albolabris* au Sud-Cameroun. Ses rapports avec l'origine géographique des populations-hôtes. *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, (Biologie-Biochimie), **3** (5): 137-142.
- 1990. — Observations de trois Sicuophoridae nouveaux (Ciliophora, Clevelandellida) parasites d'Amphibiens du Cameroun. *Ann. Sci. nat. Zool.*, **13** (11): 1-8.
- 1991. — Observations morphologiques sur deux Nyctothères (Ciliés Hétérotriches) commensaux de Batraciens Anoures du Québec. *Can. J. Zool.*, **69**: 2765-2770.
- AFFA'A, F.-M. & AMIET, J.-L., 1985. — Quelques observations sur l'évolution de la faune d'Hétérotriches endocommensaux chez *Bufo regularis* et *Bufo maculatus*. *Protistologica*, **21** (2): 273-278.
- 1990. — Les modes d'association avec les espèces-hôtes chez les Nyctothères d'Amphibiens du Sud-Cameroun. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **45**: 345-355.
- ALBARET, J.-L., 1968a. — Description de deux nouveaux Nyctothères parasites de *Bufo regularis* (Reuss) de Brazzaville. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (2), **40** (4): 814-822.

- 1968b. - *Parasicuophora mantellae* n. gen. n. sp., Cilié Plagiotomidae parasite de *Mantella aurantiaca*, Batracien Anouère de Madagascar. *Protistologica*, 4 (4): 449-451.
- 1970. - Observations cytologiques sur les Nyctothères des genres *Prosicuophora* de Puytorac et Oktem et *Sicuophora* de Puytorac et Grain, Ciliés parasites de Batraciens Anouères d'Afrique Noire. Description de deux espèces nouvelles. *Protistologica*, 6 (2): 183-198.
- 1972. - Description de cinq espèces nouvelles des genres *Nyctotherus* Leidy et *Metanyctotherus* n. gen., Ciliés Hétérotiches parasites de Batraciens Anouères malgaches. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), 44 (38): 521-531.
- 1973. - Observations sur les Nyctothères des genres *Sicuophora* de Puytorac et Grain, *Metasicuophora* gen. n. et *Parasicuophora* Albaret, Ciliés parasites de Batraciens Anouères. *J. Protozool.*, 20 (1): 53-58.
- 1975. - Etude systématique et cytologique sur les Ciliés Hétérotiches endocommensaux. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (Zool.), 89: 1-114, pl. 1-56.
- AMIET, J.-L., 1980. - Révision du genre *Leptodactylodon* Andersson (Amphibia Anura, Astylosterinae). *Ann. Fac. Sci. Yaoundé*, 27: 69-224.
- 1981. - Ecologie, éthologie et développement de *Phrynodon sandersoni* Parker (Amphibia, Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, 2 (1): 1-13.
- 1989. - Quelques aspects de la biologie des Amphibiens du Cameroun. *Année biol.*, 28 (2): 73-136.
- AMIET, J.-L. & AFFA'A, F.-M., 1985. - A propos des stratégies d'infestation chez les Protozoaires parasites ou endocommensaux des Amphibiens Anouères du Cameroun. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40: 390-397.
- CORLISS, J. O., 1979. - *The ciliated protozoa: characterization, classification, and guide to the literature*. New York & Oxford, Pergamon Press: 1-455.
- DUBOIS, A., 1978. - Les principaux stades de développement significatifs en écologie et en génétique des populations des Amphibiens Anouères. *Terre et Vie*, 32: 453-459.
- 1984. - La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anouères. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (A), 131: 1-64.
- 1992. - Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anouères). *Bull. Soc. linn. Lyon*, 61 (10): 305-352.
- EUZET, L. & COMBES, C., 1980. - Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 40: 239-285.
- HEGNER, R. W., 1923. - Observations and experiments on Euglenoidina in the digestive tract of frog and toad tadpoles. *Biol. Bull.*, 45: 162-180.
- LEIDY, J., 1849. - New genera of Entozoa. *Proc. Acad. nat. Sci. Phila.*, 4: 233.
- MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M. & CHAPMAN, D. J. (réd.), 1989. - *Handbook of Protozoists*. Boston, Jones & Barlett: 1-914.
- MC ARTHUR, H. W., 1955. - Observations on the enteric protozoa of *Rana pipiens* during larval development and metamorphosis. *Iowa Acad. Sci.*, 62: 640-651.
- METCALF, M. M., 1909. - *Opalina*, its anatomy and reproduction with a description of infection experiments, and a chronological review of the literature. *Arch. Protistenkd.*, 13 (3): 195-375.
- PERRET, J.-L., 1966. - Les Amphibiens du Cameroun. *Zool. Jb. Syst.*, 8: 289-464.
- PUYTORAC, P. DE, GRAIN, J. & MIGNOT, J.-P., 1987. - *Précis de protistologie*. Paris, Boubée: 1-581.
- ROSTAND, J., 1955. - *Les crapauds, les grenouilles et quelques grands problèmes biologiques*. Paris, Gallimard: 1-215, figs. 1-66.
- WICHTERMAN, R., 1936. - Division and conjugation in *Nyctotherus cordiformis* (Ehr.) Stein (Protozoa Ciliata) with special reference to the nuclear phenomena. *J. Morphol.*, 60 (2): 563-611.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

ALYTES

International Journal of Batrachology

published by ISSCA

EDITORIAL BOARD FOR 1994

Chief Editor: Alain DUBOIS (Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, 75005 Paris, France).

Deputy Editor: Günter GOLLMANN (Institut für Zoologie, Universität Wien, Althanstraße 14, 1090 Wien, Austria).

Editorial Board: Ronald G. ALTIG (Mississippi State University, U.S.A.); Emilio BALLETO (Torino, Italy); Alain COLLENOT (Paris, France); Tim HALLIDAY (Milton Keynes, United Kingdom); W. Ronald HEYER (Washington, U.S.A.); Walter HÖDL (Wien, Austria); Pierre JOLY (Lyon, France); Masafumi MATSUI (Kyoto, Japan); Jaime E. PÉFAUR (Mérida, Venezuela); J. Dale ROBERTS (Perth, Australia); Ulrich SINSCH (Koblenz, Germany); Marvalee H. WAKE (Berkeley, U.S.A.).

Technical Editorial Team (Paris, France): Alain DUBOIS (texts); Roger BOUR (tables); Annemarie ÖHLER (figures).

Index Editors: Annemarie ÖHLER (Paris, France); Stephen J. RICHARDS (Townsville, Australia).

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic review articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as color or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviors, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be typewritten or printed double-spaced on one side of the paper. The manuscript should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited, appendix.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1948; SO & SO, 1987; EVERYBODY et al., 1882). References in the literature cited section should be presented as follows:

BOURRET, R., 1942. - *Les batraciens de l'Indochine*. Hanoi, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. I-IV.

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. - Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. In: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. - Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, 12: 121-145.

Manuscripts should be submitted in triplicate either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Günter GOLLMANN (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees. If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a floppy disk (3 1/2 or 5 1/4) should be sent to the Chief Editor. We welcome the following formats of text processing: (1) preferably, MS Word (1.1 to 6.0, DOS or Windows), WordPerfect (4.1 to 5.1, DOS or Windows) or WordStar (3.3 to 7.0); (2) less preferably, formatted DOS (ASCII) or DOS-formatted MS Word for the Macintosh (on a 3 1/2 high density 1.44 Mo floppy disk only).

No page charges are requested from the author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Contents

Lily O. RODRÍGUEZ	
A new species of the <i>Eleutherodactylus conspicillatus</i> group (Leptodactylidae) from Peru, with comments on its call	49
Nils GOLAY & Heinz DURRER	
Volume d'eau effectif, volume d'eau accessible et effet de masse chez les têtards de <i>Bufo calamita</i>	64
Review paper	
Félix-Marie AFFA'A & Jean-Louis AMIET	
Progrès récents dans la connaissance des Nyctothères (Protozoaires, Ciliés Hétérotriches) associés aux Anoures	75

Alytes is printed on acid-free paper.

Alytes is indexed in *Biosis*, *Cambridge Scientific Abstracts*, *Current Awareness in Biological Sciences*, *Pascal*, *Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record*.

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.

Dépôt légal: 2^{ème} trimestre 1994.